Untersuchungen über das Zusammenleben von Korallenfischen (Amphiprion) mit Seeanemonen

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der
Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

1963

vorgelegt von
MANFRED BLOSCH
aus Schwenningen/Neckar

8085

1965

Untersuchungen über das Zusammenleben von Korallenfischen (Amphiprion) mit Seeanemonen

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der
Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von
MANFRED BLÖSCH
aus Schwenningen/Neckar

1965

Tag der mündlichen Prüfung: . . . . . 16. Mai 1963

Dekan: . . . . . Prof. Dr. G. MOLLENSTEDT

1. Berichterstatter: . . . Prof. Dr. F. P. MÖHRES

2. Berichterstatter: . . . . Prof. Dr. V. SCHWARTZ

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549606_0071

Inhaltsverzeichnis:

Einleitung und Problemstellung . . . . . Seite 3
Material und Haltung der Versuchstiere . . . . . " 5
I. Das Verhalten der in Partnerschaft lebenden Anemonenfische . . . . . " 7
1. Das Revierverhalten. . . . . " 7
2. Die Bewegungsweisen. . . . . " 8
3. Das Füttern der Anemone. . . . . " 8
4. Das Verhalten im Tagesverlauf. . . . . " 9
II. Das Verhalten isoliert gehaltener Anemonenfische. " 10
1. Revierverhalten. . . . . " 10
2. Die Bewegungsweisen isolierter Fische. . . . . " 11
3. Das Füttern. . . . . " 11
4. Thigmotaktisches Verhalten in der Dämmerung. . " 12
5. Die Gewöhnung an die Anemone . . . . . " 12
6. Das Verhalten gegenüber Ersatzanemonen . . . . " 14
a) Mindestgröße der Anemonen . . . . . " 14
b) Mittelmeeraktinien. . . . . " 15
7. Das Verhalten gegenüber Wachsattrappen . . . . " 16
III. Wie erkennt der Fisch die Anemone?. . . . . " 17
A. Der Gesichtssinn . . . . . " 17
1. Die Bedeutung des Ortes . . . . . " 17
2. Farbe . . . . . " 18
3. Form und Größe. . . . . " 19
4. Bewegung. . . . . " 21
B. Der Geruchssinn. . . . . " 22
C. Der Geschmackssinn und Tastsinn. . . . . " 22
IV. Das Verhalten der Anemonen. . . . . " 24
1. Das Verhalten bei Berührungen. . . . . " 24
2. Das Verhalten gegenüber Anemonenfischen. . . . " 25
3. Das Verhalten verschiedener Anemonenarten gegenüber verschiedenen Amphiprionarten . . . . . " 25
4. Die Angewöhnung. . . . . " 27
5. Die Adaption der Anemonen. . . . . " 30
Erörterung der Ergebnisse . . . . . " 35
Zusammenfassung der Ergebnisse . . . . . " 41
Literaturverzeichnis . . . . . " 43

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

Einleitung und Problemstellung.

Das Zusammenleben der "Anemonenfische" mit großen "Seeanemonen" in den Gewässern des Indischen Ozeans hat seit seiner Entdeckung durch COLLINGWOOD 1868 immer wieder großes Interesse gefunden und gilt als ein bekanntes Beispiel für die Symbiose.
Die Anemonenfische gehören der Familie der Pomacentridae an, deren Vertreter hauptsächlich in den warmen Meeren beheimatet sind. Die 12-15 Arten der Gattung Amphiprion und die einzige Art der Gattung Premnas leben mit großen Seeanemonen zusammen, welche z.T. einen Durchmesser von mehr als einem halben Meter erreichen. Ob diese Fische im Freileben zeitlebens mit Anemonen vergesellschaftet sind oder nur zeitweise, ist bis heute ungewiß. Als Partneranemonen sind die folgenden Gattungen zu nennen: Stoichactis (VERWEY 193o, YOUNGE 193o, HACKINGER 1959), Discosoma (KENT 1893, VERWEY 193o, GOHAR 1948), Radianthus (EIBL-EIBESFELDT 196o), Buonodes (SLUITER 1888, GOHAR 1948) und Actinia quadricolor und A. hemprichi (GOHAR 1948). Einige weitere Fischarten leben gelegentlich, besonders im Jugendstadium mit Seeanemonen zusammen: Dascyllus trimaculatus (Pomacentridae)(GOHAR 1948, HACKINGER 1959, EIBL-EIBESFELDT 196o), D. aruanus und D. marginatus sowie "verschiedene Lippfische" (HACKINGER 1959).
Die Anemonenfische bewohnen zumeist paarweise eine einzelne oder eine Gruppe von Anemonen, die den Mittelpunkt eines Revieres von einem bis zwei Quadratmetern bildet. Von der Anemone aus schnappen die Fische nach vorbeischwimmender Nahrung und fliehen bei Gefahr sofort zu der Anemone zurück, wo sie sich in den Falten der Mundscheibe und zwischen den Tentakeln verstecken.
Nach VERWEY (193o) leben die einzelnen Fischarten im Freileben jeweils nur mit bestimmten, nach Gegend allerdings verschiedenen, Anemonenarten zusammen. Außerdem konnte VERWEY im Aquarium Partnerschaften beobachten, welche er im Freiland nicht angetroffen hatte. EIBL-EIBESFELDT (196o) fand bei den Nicobaren A. percula und A. akallopisus stets mit der Anemone Radianthus ritteri Kw. vergesellschaftet und A. xanthurus mit Radianthus kückenthali Kw., während A. percula und A. akallopisus von R. kückenthali genesselt wurden.

Bis jetzt steht fest, daß diese Partnerschaft dem Fisch einen vorzüglichen Schutz gegen Feinde bietet, wogegen die Frage nach dem Nutzen für die Anemone noch zur Diskussion steht. Ein Beitrag zu diesem Problem hat nur dann einen Sinn, wenn er von einer genauen Kenntnis der Lebensweise und der Ernährung der Tiere unter natür-

lichen Bedingungen ausgeht. Beiträge zu dieser Frage finden sich bei GUDGER (1946), GOHAR (1948), ABEL (196o a), EIBL-EIBESFELDT (196o).

Die vorliegende Arbeit befaßt sich vor allem mit der Anpassung der Fische an das Zusammenleben mit Anemonen. Sind die Verhaltensweisen von Anemonenfischen auf die Anwesenheit von Anemonen ausgerichtet oder erfahren sie eine Änderung, wenn man die Fische längere Zeit von den Anemonen trennt ?- Wie erkennen die Fische ihre Anemonen ?- Dieser Frage sind bisher nur wenige Forscher nachgegangen. DAVENPORT u. NORRIS (1958) trennten in einem Becken einige A. percula mit einer Glasscheibe von ihrer Partneranemone und beobachteten, daß sich die Fische "optisch" zu der Anemone einstellten. GUDGER (1946) schloß aus einer Beobachtung VERWEYS (193o), wonach ein Premnas biaculeatus seine in der Freiheit ausschließlich bewohnte Anemonenart im Aquarium rasch unter verschiedenen anderen Arten herausfand, daß die Fische ihre Anemone riechen müssen.

DAVENPORT u. NORRIS (1958), EIBL-EIBESFELDT (196o) und ABEL (196o b) haben ferner festgestellt, daß die Schutzwirkung gegen die Nesselung der Anemone von der unverletzten Schleimhaut der Fische abhängig ist. DAVENPORT u. NORRIS (1958) vermuten daher als Grundlage des Zusammenlebens einen chemisch noch unbekannten "Schutzstoff" in der Schleimhaut der Fische, welcher die Auslöseschwelle der Nesselkapseln bei mechanischer Reizung erhöht. Die Bildung des Schutzstoffes soll in der Haut der Anemonenfische bei dem durch vorsichtiges Kontaktnehmen, häufiges Festhalten an den Tentakeln, Losreißen und Schreckreaktionen gekennzeichneten "Angewöhnungsverhalten" erfolgen und nach längerer Isolierung der Fische wieder verschwinden.
Eigene Vorversuche haben aber gezeigt, daß die Schutzwirkung bei isoliert gehaltenen Anemonenfischen durchaus nicht verschwindet, und daß auch der Anemone selbst bei der Ausbildung einer Partnerschaft eine wichtige Rolle zukommt. Auch anemonengewöhnte Fische können noch von fremden, artgleichen Anemonen genesselt werden BLÖSCH (1961). Entsprechende Beobachtungen machte unabhängig von mir auch KÖNIG (196o).
Es erschien darüberhinaus aussichtsreich, die Untersuchung auch auf andere Amphiprion- und Anemonenarten auszudehnen, da DAVENPORT und NORRIS nur mit A. percula und Stoichactis (?) spec. experimentiert haben und nach den Beobachtungen von VERWEY (193o)und EIBL-EIBESFELDT (196o) bei verschiedenen Fisch- und Anemonenarten unterschiedliche Verhältnisse zu erwarten waren.

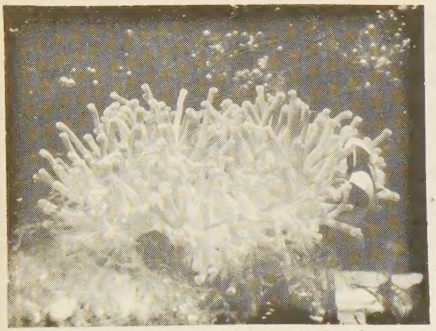


Abb. 1 Anemone "A" mit Amph. xanthurus

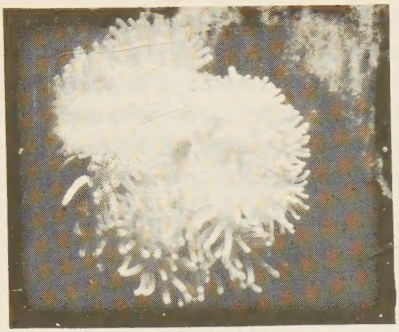


Abb. 2 Anemone "B".

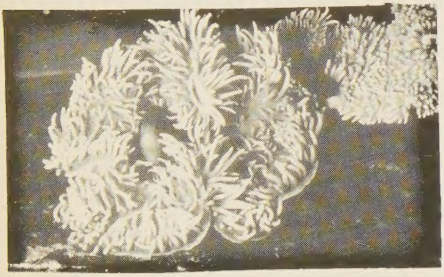


Abb. 3 Anemone "C".

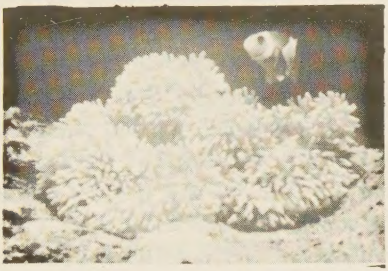


Abb. 4 Anemone "D" mit A.percul

Material und Haltung der Versuchstiere.

Die untersuchten Fische und Anemonen wurden aus verschiedenen Teilen des Indischen Ozeans importiert. Leider war es nicht möglich, verläßliche Angaben über die genauen Fundorte sowie darüber zu erhalten, ob und mit welchen Partnern die Tiere in Freiheit zusammenlebten. Untersucht wurden vor allem folgende Arten: Amphiprion percula, A. xanthurus, A. polymnus, A. melanopus und A. frenatus. Nur kurzfristig oder in Einzelexemplaren waren vorhanden A. ephippium, A. akallopisus, A. chrysogaster, A.bicinctus und Premnas biaculeatus. Die untersuchten Anemonen konnten leider vor den Versuchen nicht bestimmt werden, sie wurden mit Buchstaben bezeichnet und zur späteren Bestimmung in Alkohol aufbewahrt. Es waren mindestens vier Arten A, B, C, und D, von denen sich A und B deutlicher in ihrem Verhalten gegenüber den Fischen, kaum aber durch äußere Merkmale unterschieden. Beide Arten sind rotbraun gefärbt, mit weißlichen bis schwefelgelben Temtakelspitzen, die Tentakel sind etwa 4-6 cm lang (Abb. 1 und 2). Die Art C hat lebhaft blauviolette Tentakelspitzen und trägt auf einem verhältnismäßig starken Stamm zahlreiche große Saugwarzen und besitzt einen auffallend tiefen, spaltförmigen

Schlund (Abb. 3). Anemone D - wahrscheinlich Discosoma - besitzt sehr zahlreiche, 5-1o mm lange Tentakel und ist hell gelb gefärbt. Die Mundscheibe ist besonders faltenreich (Abb. 4).
Außer diesen Riesenanemonen wurden noch folgende Mittelmeer-Aktinien untersucht: Actinia equina, A. cari, Aiptasia diaphana, Anemonea sulcata, Condylactis aurantiaca sowie Calliactis parasitica.

Die Haltung der Fische war nicht sehr schwierig. Sie wurden sowohl in künstlichem Seewasser wie in Nordseewasser gehalten. Zur Erzielung eines guten Algenwuchses standen die Becken in einem hellen Gewächshaus.

Die tropischen Anemonen erwiesen sich als sehr lichthungrige Tiere, für die eine zusätzliche Beleuchtung mit Quecksilberdampfentladungslampen (Osram HQS 250 Watt) lebensnotwendig war. In einem 120 l - Becken wurden bis zu zwei Anemonen von 2o-3o cm Durchmesser in reinem Nordseewasser gehalten, welches ständig über Holzkohle und das Ionenaustauscher enthaltende Filtermittel "Ionic marin" filtriert und stark durchlüftet wurde. Die Temperatur schwankte zwischen 24 und 3o Grad C, die Dichte betrug zwischen 1,o22 und 1,o28, der pH zwischen 7,5 und 8,2. Nach einigen Monaten wurden einige der Anemonen durch Verlust ihrer Zooxanthellen allmählich weiß, ohne aber in ihrer Vitalität nachzulassen. Auch der umgekehrte Vorgang, das Braunwerden einer hellen Anemone konnte beobachtet werden. Gefüttert wurden kleine Süßwasserfische, Muschelfleisch, Tubifex und Artemia. Nach anfänglichen erheblichen Schwierigkeiten ist es gelungen, einige Anemonen über ein Jahr lang bei guter Gesundheit zu halten; andere Anemonen nahmen aus unbekannten Gründen unter den gleichen Bedingungen nach einiger Zeit kein Futter mehr an, bildeten ihre Tentakel zurück und wurden ständig kleiner bis sie schließlich verendeten. Die Nesselbereitschaft der Anemonen wurde vor jedem Versuch sorgfältig mit einem Glasstab, dem Finger oder einem Futterobjekt geprüft und nur gut nesselnde Tiere verwendet.
Besonders wurde darauf geachtet, die Schleimhaut der Fische nicht zu verletzen. Die Fische wurden vor jedem Versuch isoliert in kleinen, 2o-5o l fassenden, nur mit Wasser gefüllten Vollglasbecken gehalten, um die Möglichkeit, sich gegenseitig oder an rauhen Gegenständen zu verletzen, auszuschalten. Aus diesem Grunde wurden die Fische ausschließlich in reinen Bechergläsern gefangen und transportiert.
Wenn eine Blendung der Fische erforderlich war, erfolgte sie durch Exstirpation der Augen. Die Geruchsorgane wurden in zwei Fällen

durch stückweises Entfernen der Riechnerven und in zwei Fällen durch vollständiges Entfernen der Riechschleimhäute ausgeschaltet. Der Erfolg dieser Operationen war gut am Verhalten der Fische bei der Fütterung erkennbar. Geblendete Fische witterten eingebrachte Tubifex nach kurzer Zeit und suchten erregt am Boden. Riechunfähige, blinde Fische bemerkten das Futter erst, wenn sie es zufällig mit dem Maul berührten. Mit operierten Tieren wurden Versuche erst nach einigen Tagen ausgeführt, nachdem sich die Fische wieder erholt und Futter angenommen hatten.

In einer Reihe von Versuchen wurden Anemonenattrappen verwendet. Sie wurden aus käuflichem, gefärbten "echten" Bienenwachs hergestellt. Eine umgekehrte Petrischale wurde mit einer Wachsschicht überzogen und darin die Tentakel mit einem Ende eingeschmolzen. Eine Standardtype, welche in sechs verschiedenen Farben hergestellt wurde, maß im Durchmesser (Schale) = 1o cm, Höhe = 2 cm, Tentakellänge = 2,5 - 3 cm, Anzahl der Tentakel = 1oo - 12o. Entsprechend den natürlichen Anemonen standen die Tentakel am Rande der Scheibe dichter als im Zentrum, wo sie auch etwas kleiner waren. Durch Mischen verschiedener Wachsfarben und Anfärben der Tentakelspitzen konnten die Anemonen noch besser nachgeahmt werden, wenngleich diese Modelle nur grobe Nachbildungen von natürlichen Anemonen waren. Eine bewegliche Attrappe wurde dadurch erhalten, daß die Tentakel auf einer lockeren Membran aus PVC-Folie befestigt wurden, welche durch Fadenzug zusammen mit den Tentakeln bewegt werden konnte.

I. Das Verhalten der in Partnerschaft lebenden Anemonenfische.

1. Das Revierverhalten

Das Revierverhalten ist bei allen Amphiprionarten sehr stark ausgeprägt. In der Freiheit verteidigen die Fische ihre Anemone und einen Umkreis von einem bis zwei Metern heftig gegen artgleiche und artfremde Anemonenfische. Außer dem Geschlechtspartner werden höchstens einige kleine, noch nicht geschlechtsreife Artgenossen geduldet. (VERWEY 193o, GOHAR 1948, EIBL-EIBESFELDT 196o, HACKINGER 1959).

Diese Verhältnisse werden ebenso im Aquarium beobachtet. Viele Fische greifen selbst die ins Becken eingetauchte Hand mit Bissen heftig an. Es lassen sich fast immer nur zwei artgleiche Tiere

(Pärchen ?) zusammenhalten. Diese Tiere schließen sich auch in fremder Umgebung noch zusammen, sie bekämpfen sich aber, wenn sie mehrere Tage lang voneinander getrennt waren.
Nach starken Störungen, beim Umsetzen usw. neigen die Anemonenfische aber zur Schwarmbildung. In diesen Fällen übt ein einzelner oder ein ganzer Schwarm von Artgenossen eine größere Anziehungskraft auf die Fische aus, als Anemonen oder Schlupfwinkel. Der Schwarm löst sich aber bald wieder auf und die stärksten Tiere grenzen ihre Reviere ab.

2. Die Bewegungsweisen

Das Verhalten von Amphiprion in ihrer Anemone ist schon mehrfach beschrieben worden (COLLINGWOOD 1868, SLUITER 1888, KENT 1893, VERWEY 1930, GOHAR 1948, EIBL-EIBESFELDT 1960 u.A.). Da sich diese Berichte fast immer mit den Symbioseleistungen der Fische beschäftigen, ist in diesem Zusammenhang eine kurze Darstellung gerechtfertigt. Übereinstimmend weisen die genannten Autoren auf die starken Kontakte zwischen Fisch und Anemone hin und auf die ungestümen Bewegungen der Fische zwischen den Tentakeln. Bei längerer Beobachtung erscheint das Verhalten der Fische in der Anemone eintönig, da eine Vielzahl von differenzierten Verhaltensweisen fehlt.
Die Fische verbringen die meiste Zeit in engem Kontakt mit der Anemone: sie liegen oft minutenlang ruhig zwischen den Tentakeln, schmiegen sich in die Falten der Mundscheibe und suchen auch gerne deren Unterseite auf. Auffallend sind plötzlich auftretende, rasche Wendungen am Ort. Darauf pflügt der Fisch gewöhnlich mit einer Salve kräftiger Schwanzschläge durch den Tentakelwald. Da diese Verhaltensweise besonders am Anfang einer neu entstandenen Partnerschaft sehr häufig auftritt, wurde sie als äußeres Zeichen für eine perfekte Partnerschaft gewertet. Diese Verhaltensweise wird im folgenden als "Schwanzschlagen" bezeichnet.
Häufig bewegen sich die Anemonenfische ohne Kontakt mit der Mundscheibe zwischen den Tentakeln und dicht um die Anemone herum.
Wenn ein Amphiprion frei schwimmt, zeigt er ein eigenartig schaukelndes Schwimmen. Von seiner normalerweise schräg nach oben gerichteten Körperlage aus schaukelt er nach oben und unten.

3. Das Füttern der Anemone

Einige Arten von Anemonenfischen tragen Futterstücke zu ihrer Anemone, wenn sie selbst gesättigt sind, oder wenn die Objekte zum Verschlingen

für sie selbst zu groß sind. Nach VERWEY (1930) ist das Fütterungsverhalten am ausgeprägtesten bei A. xanthurus (A. polymnus bei VERWEY = A. xanthurus), weniger stark entwickelt ist es bei Premnas biaculeatus und A. ephippium, während A. akallopisus und A. percula niemals füttern. Diese Angaben wurden hier bestätigt und erweitert: A. polymnus füttert wenigstens in einzelnen Exemplaren ebenfalls, A. melanopus und A. ephippium tragen das Futter mehr spielerisch zu der Anemone und lassen es dabei häufig unterwegs wieder fallen. Außer A. percula und A. akallopisus gehört auch A. frenatus zu den nicht fütternden Arten.

Die Anemonenfische stoßen nach einem in der Nähe ihrer Anemone vorbeitreibenden Futterobjekt, ergreifen es mit dem Maul und kehren rasch zur Anemone zurück. Hier wird das Futterstück über den Tentakeln ausgespien und noch mehrmals geprüft, oder es wird sofort kräftig auf die Mundscheibe gedrückt, wo es von den Tentakeln ergriffen und umschlungen wird. Nicht selten jedoch zerren die Fische noch lange an der abgegebenen Beute herum und können sie auch wieder ganz oder in kleinen Stücken losreißen und selbst verschlingen. Wiederholt wurde aber auch beobachtet, daß das Futter nicht in den Bereich der Tentakel, sondern gerichtet unter die Mundscheibe gespieen wurde, wo es für die Anemone unerreichbar ist (A. xanthurus, A. polymnus, A. melanopus). Einige A. xanthurus trugen das Futter sogar stets in eine benachbarte Höhle, welche sie neben der Anemone häufig aufsuchten. Als Futter dienten für den Eigenbedarf zu große Fleischstückchen, aber auch mundgerechte Bissen (Tubifex usw.). Gelegentlich wurden auch im Wasser treibende Algen- oder Papierstückchen "gefüttert", aber dann nach einiger Zeit wieder fortgetragen.

4. Das Verhalten im Tagesverlauf

Quantitative Untersuchungen über Häufigkeit und Verteilung einzelner Verhaltensweisen der Anemonenfische ergaben nur geringe Unterschiede im Verlauf des Tages. In Abb. 5 ist die Dauer des Ruhens auf der Mundscheibe, des Schwanzschlagens, des Aufenthaltes zwischen den Tentakeln und in unmittelbarer Nähe

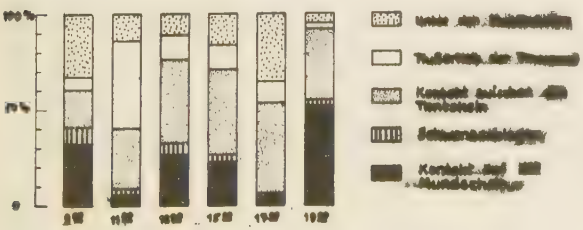


Abb. 5 Erklärung im Text.

der Anemone, des Aufenthaltes unter der Mundscheibe und außerhalb der Anemone zu verschiedenen Tageszeiten dargestellt. (Mittelwerte aus vier Beobachtungstagen an einem A. chrysogaster mit Stoichactis B). Außerhalb der Anemone halten sich die Tiere vor allem in den Vormittagsstunden auf, besonders zwischen 10 und 11 h. Im Verlauf des Nachmittags wird die Anemone immer seltener und für kürzere Zeit verlassen, bis die Fische bei beginnender Dämmerung (18-19 h, Juni) in ständigem Kontakt mit der Anemone bleiben (Abb. 7). Die Nacht verbringen die Fische nahezu bewegungslos und eng an die Anemone geschmiegt - z.T. unsichtbar in den Falten der Mundscheibe versteckt. Die Anemonenfische nehmen eine Nachtfärbung an: die leuchtenden gelben, orangen und braunen Farben verblassen und die weißen Bänder werden schmutzig grau.

II. Das Verhalten isoliert gehaltener Anemonenfische

1. Das Revierverhalten

Das Revierverhalten ist auch bei sehr lange isoliert gehaltenen Anemonenfischen noch sehr stark ausgeprägt. Lediglich A. percula sind untereinander etwas verträglicher und können u.U. einen lockeren Schwarm bilden. Am ausgeprägtesten ist das Revierverhalten bei A. xanthurus, A. polymnus, A. melanopus und Premnas. Diese Arten besitzen in ihren Revieren besondere Verstecke, welche die Anemonen als Heim ersetzen können. Im einfachsten Fall ist es eine dunklere Ecke im Becken, eine kleine Höhle oder dergleichen. Hier verbringt der Fisch die meiste Zeit, verteidigt den Ort gegen Artgenossen, flieht dorthin bei Gefahr, trägt Futter ein und schläft während der Nacht in diesem Schlupfwinkel - kurz, die Verhaltensweisen sind die gleichen wie beim Zusammenleben mit einer Anemone.
Wenn geeignete Verstecke fehlen, so dient bei A. xanthurus eine selbstgegrabene Sandmulde dem genannten Zweck. Die Mulde entsteht durch mehrere Salven von Schwanzschlägen an einer Stelle, wobei der Sand weggewirbelt wird. Größere Steinchen werden sodann mit dem Maul weggetragen. Beim Ausfegen der Sandmulden wird die Wirkung der Schwanzschläge oft dadurch unterstützt, daß der Fisch sein weit geöffnetes Maul an einen Stein oder dergl. ansetzt und somit einen wirksamen Widerhalt gegen die vorwärtstreibende Kraft der Schwanzschläge findet (Abb. 2).

Abb. 6 A. xanthurus beim Ausfegen einer Sandmulde.

Auf diese Weise entstehen Mulden, deren oberer Durchmesser etwa das zwei- bis zweieinhalbfache der Länge des Fisches beträgt und je nach Sandhöhe etwa drei bis sechs Zentimeter tief ist. Die Fische halten sich vorwiegend dicht um ihre Mulden auf und zeigen die gleichen Verhaltensweisen wie bei den Höhlen oder Anemonen.

2. Die Bewegungsweisen isolierter Fische

Auch die Bewegungsweisen treten bei isolierten Fischen unverändert auf, besonders die bereits erwähnten Schaukelbewegungen. Sie sind vor allem dann deutlich zu erkennen, wenn sich das Tier in einer Konfliktsituation befindet, also zwischen Flucht, Angriff und Aufsuchen des Versteckes schwankt.
Das Schwanzschlagen ist auch bei isoliert gehaltenen Fischen in ihren Verstecken, auf dem Sandgrund, selbst auf der blanken Bodenscheibe oder im Algenbewuchs zu beobachten, allerdings viel seltener als bei Anemonenkontakt. Diese Verhaltensweise konnte bei allen untersuchten Amphiprionarten festgestellt werden, unabhängig von Alter und Geschlecht.

3. Das Füttern

Das Einbringen von Futter in die Höhlen entspricht in allen Einzelheiten dem Füttern von Anemonen. So werden die Futterstückchen nicht nur über der Höhle oder Mulde ausgespien, die Fische versuchen vielmehr oft minutenlang immer wieder, das Futter im Zentrum der Mulde auf den Boden zu drücken oder sie speien einen Tubifex in den hintersten Winkel ihrer Höhle, wo sie ihn selbst nicht mehr erreichen können.
Das Fütterungsverhalten entwickelt sich erst im Laufe des Wachstums, ohne daß dabei die Anwesenheit einer Anemone erforderlich ist. Zwei junge A. xanthurus von ca 15 mm Länge zeigten kein Fütterungsverhalten gegenüber ihrer Stoichactisanemone. Nach 1o Tagen wieder isoliert, zeigten die beiden dann nach einem Jahr bei einer Größe

von 28 mm die Tendenz, mit Futterstücken in die Ecken des Beckens zu schwimmen und sie dort auf den Boden zu drücken. Nach einiger Zeit wurde das Futter wieder aufgelesen und gefressen.

4. Thigmotaktisches Verhalten in der Dämmerung

Bei frei schwimmenden A. percula ist am Abend ein Übergang von der negativen zur positiven Thigmotaxis besonders deutlich zu beobachten. In der abendlichen Dämmerung beginnt diese Art im freien Wasser zu schaukeln, mit zunehmender Dunkelheit suchen die Fische immer häufiger Kontakte, entweder mit dem Boden und den Steinen oder auch an nahezu senkrechten Flächen, z.B. an den Seitenscheiben der Becken. Hierbei geht die Wippbewegung in eine Schlängelbewegung über. Bei völliger Dunkelheit kommen die Tiere allmählich zur Ruhe und liegen in Nachtfärbung schräg am Boden, wobei sie sich vielfach gegen die Glasscheiben oder an Steine anlehnen. Einige Fische stehen kopfunten über dem Untergrund, die Bauchseite in eine Beckenecke geschmiegt. Werden die dunkeladaptierten Tiere nachts plötzlich hell beleuchtet, so erhalten sie innerhalb von 1o-2o sec. ihre Tagfärbung zurück. Sie sind während längerer Zeit physiologisch geblendet und schwimmen in engem Kontakt mit dem Boden oder den Scheiben langsam im Becken umher. Diese physiologische Blendung dauert bis zu 1o Minuten; während dieser Zeit erfolgt keine Reaktion auf optische Reize, wohl aber auf Wasserbewegungen und Berührungen. Darauf sind die Fische wieder voll sehtüchtig und reagieren normal.

Alle höhlenbewohnenden Anemonenfische verhalten sich grundsätzlich gleich, nur ist bei diesen Arten der Übergang von der negativen zur positiven Thigmotaxis bei zunehmender Dunkelheit weniger auffallend. Auch nach Exstirpation der Augen bewegen sich A. percula bald wieder frei im Wasser, im Gegensatz zu den kontaktliebenden Arten A.xanthurus, A. polymnus usw. Diese sind so stark thigmotaktisch, daß sie selbst die Oberflächenspannung des Wassers als Kontaktmöglichkeit aufsuchen und dann seitlich an der Oberfläche liegend erregt im Kreise schwimmen, wenn sie im freien Wasser keine feste Berührungsfläche finden. Auch blinde A. percula werden bei Störungen thigmotaktisch, ebenso in der Dämmerung.

5. Die Gewöhnung an die Anemone

Die Anemonenfische nähern sich fremden Anemonen sehr vorsichtig und nehmen sie erst allmählich an. Diese Verhaltensweise wurde schon

von VERWEY (1930) erwähnt, aber erst DAVENPORT u. NORRIS (1958) gaben eine genaue Beschreibung. Die Autoren beobachteten das Verhalten von isoliert gehaltenen A. percula bei Konfrontierung mit einer stark nesselnden Anemone.
Die Fische schwammen zunächst unter die Mundscheibe und umkreisten dann die Anemone im Abstand von ca einem Zentimeter. Hierbei begannen sie zu wippen und berührten gelegentlich leicht die Tentakel mit den Flossen, worauf die Anemone nesselte und die Tentakel sich kontrahierten. Die Fische rissen sich aber immer wieder los und berührten die Tentakel erneut, bis sie allmählich immer seltener festgehalten wurden. In diesem Stadium pickten die Fische auch häufig mit dem Maul an den Tentakeln. Sobald die Fische nicht mehr festgehalten wurden, legten sie sich mit dem ganzen Körper in den Tentakelwald und zeigten bald das Schwanzschlagen. Der Gewöhnungsvorgang, gerechnet vom ersten Kontakt bis zur genannten Verhaltensweise, dauerte eine Minute bis drei Stunden, im Durchschnitt eine Stunde.

Bei dem von DAVENPORT u. NORRIS beschriebenen Angewöhnungsverhalten wurden die isolierten Fische von der Anemone anfangs genesselt. Die Nesselung ist aber gewiß nicht der auslösende Faktor für diese Verhaltensweise. Sie tritt auch dann auf, wenn die Fische - wie weiter unten gezeigt wird - gar nicht genesselt worden sind. Auch dann nähern sie sich der Anemone sehr vorsichtig und picken wiederholt an den Tentakeln, dabei die Anemone wippend umkreisend. Häufig schrecken die Fische bei den ersten Kontakten wie elektrisiert zurück, als ob sie wirklich genesselt worden wären. Diese Schreckreaktion kann sogar schon auftreten, bevor ein Kontakt stattgefunden hat, ja selbst bei der Annäherung an Wachsmodelle von Anemonen . Wenn die Fische von Anfang an nicht genesselt werden, dringen sie schon nach kurzer Zeit zwischen die Tentakel ein. Bei Fischen, die mehrere Monate lang isoliert waren, dauerte die Gewöhnung 5 - 15 Minuten, dagegen dringen Fische, die schon an andere Anemonen gewöhnt sind, nach wenigen Berührungen mit dem Maul zwischen die Tentakel ein. Isoliert gehaltene Fische zögern auch viel länger, ehe sie eine Anemone zum ersten Mal anschwimmen (20-60 Minuten), während anemonengewöhnte Fische meist schon nach einer bis zwei Minuten den Partner aufsuchen.
Bei Nesselungsversuchen muß man deshalb unbedingt berücksichtigen, daß das ruckweise Zurückschwimmen ein Bestandteil des Angewöhnungsverhaltens ist - das optisch ausgelöst wird - und nicht eine Schreckreaktion nach tatsächlich erfolgter Nesselung sein muß. Bringt man einen Fisch bei Nacht und dann am folgenden Morgen mit

der gleichen Anemone zusammen, so zeigt er bei Tage unter Umständen ein sehr ausgeprägtes Angewöhnungsverhalten mit ruckweisem Zurückschwimmen, obwohl er die Anemone nachts zuvor sofort und ohne jedes Zeichen einer Nesselung nach der ersten Berührung angenommen hat. Auch geblendete, stark zu Kontakt neigende Tiere dringen sofort in die Anemone ein und zeigen das Schwanzschlageverhalten. Nur wenn die blinden Fische tatsächlich genesselt werden, treten Schreckreaktionen auf.

Im Aquarium nehmen die Anemonenfische gelegentlich auch Mittelmeeraktinien als Ersatz für normale Partneranemonen an. Diese aber werden, ebenso wie auch kleinere Exemplare von Partneranemonen, nur gelegentlich aufgesucht und angenommen, sie können daher allenfalls als Ersatzpartner gelten.

6. Das Verhalten gegenüber Ersatzanemonen

a) Mindestgröße der Aktinien

Kleinere Anemonen der Gattungen Stoichactis oder Discosoma bleiben unbeachtet, während größere Exemplare der gleichen Anemonenart sofort angenommen werden. Im Experiment gelingt es jedoch, die Fische durch künstlich herbeigeführte, nächtliche Kontakte an kleine Exemplare zu gewöhnen. Jedoch dient die Anemone nur als Heim zweiter Ordnung, neben dem der Fisch noch andere Versteckplätze besitzt. Die untergeordnete Bedeutung der kleinen Anemone äußert sich besonders in der Dauer und Häufigkeit der Besuche, weniger durch Änderung im Verhalten der Fische.

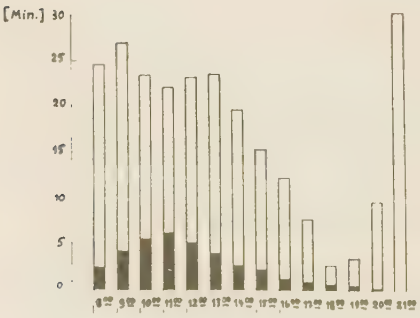


Abb. 7 Erklärung im Text.

In Abb. 7 ist die Beziehung von A. frenatus zu einer kleinen und einer großen Anemone der Art C dargestellt. Die Länge des Fisches betrug 5,5 cm, der Durchmesser der kleinen Anemone ca 5 cm und der großen Anemone ca 1o-12 cm. Es wurden jeweils fünf Tage lang jede Stunde 3o Minuten lang registriert, wie lange sich der Fisch außerhalb der Anemone aufhielt und die Mittelwerte gebildet. Aus der Darstellung wird ersichtlich, daß der Fisch beim

Zusammenleben mit der kleinen Anemone (weiß) sich viel häufiger außerhalb der Anemone aufhält als im Falle der großen Anemone (schwarz). Aber auch bei solch unvollkommener Partnerschaft mit einer kleinen Anemone werden die Kontakte im Verlauf des Nachmittags häufiger und länger, bis der Fisch in der Dämmerung die Anemone wieder verläßt, um in einem Versteck zu schlafen.
Um von einem Anemonenfisch aufgesucht zu werden, muß die Anemone mindestens einen Durchmesser aufweisen, der der Körperlänge des Fisches entspricht. Zur Ausbildung einer normalen Partnerschaft muß ihr Durchmesser wenigstens 1 1/2 bis 2 mal die Länge des Fisches betragen.

b) Mittelmeeraktinien

Mittelmeeraktinien sind infolge ihrer geringen Größe oder wegen zu starker Nesselwirkung als Partner für Amphiprion wenig geeignet. Dennoch geht eine Reihe von Anemonenfischen mit Actinia equina und Actinia cari Partnerschaften ein, so z.B. A. xanthurus, A. polymnus, A. melanopus, A. ephippium (nur sehr locker), während nach meinen Beobachtungen A. percula, A. frenatus und Premnas biaculeatus an Actinia equina kein Interesse zeigten. Dabei war es gleichgültig, ob die Fische genesselt wurden oder nicht. Bei künstlichen Kontakten in der Nacht blieben diese Fische zwar häufig längere Zeit auf der Mundscheibe liegen und zeigten das Schwanzschlageverhalten, wenn sie nicht genesselt wurden. Bei Tag aber kümmerten sie sich nicht mehr um die Aktinien. Jedoch hat nach SEITZ (1926) und MÖHRES (mündlich) aber Premnas biaculeatus in Gefangenschaft Actinia equina als Partner angenommen und gefüttert. Nach verschiedenen mündlichen Berichten von Händlern und Liebhabern soll auch A. percula gelegentlich Actinia equina annehmen.
Anemonea sulcata nesselt die Anemonenfische so stark, daß nach einigen Versuchen jede weitere Annäherung unterbleibt (A. xanthurus, A. polymnus, A. percula, Premnas). Bei erzwungenen Kontakten in engen Gläsern oder während der Nacht werden die Fische sehr stark, u.U. tödlich genesselt (A. percula, A. xanthurus).
Condylactis aurantiaca wurde ebenfalls von A. akallopisus und A. percula aufgesucht, aber nach den ersten Nesselungen war das Interesse an der Anemone erloschen.
Einige kleine Exemplare von Aiptasia diaphana, Bunodactis verucosa, Calliactis parasitica, wurden von den Anemonenfischen nicht aufgesucht. Zwangskontakte hatten stets eine starke Nesselung zur Folge.

7. Das Verhalten gegenüber Wachsattrappen

Das Angewöhnungsverhalten kann bei vielen Anemonenfischen bereits durch relativ grobe Nachbildungen von Anemonen aus farbigem Bienenwachs ausgelöst werden.
Die meisten Fische nähern sich den Attrappen nach kurzer Zeit genauso wie den lebenden Anemonen. Meist erfolgt auch hier ein vorsichtiges Umkreisen mit häufigem Picken an den Tentakelspitzen, oder die Fische schwimmen zunächst unter die überhängenden Tentakel am Rande und schmiegen sich seitlich an die Attrappe an. Von hier aus werden dann die Tentakel durch wiederholtes Picken geprüft, und nicht selten dringen die Fische zwischen die starren Wachstentakel ein, verbunden mit der Intention zum Schwanzschlagen. Die Attrappen werden in der Regel bald wieder verlassen, oft schon nach den ersten Kontakten mit dem Maul, doch gibt es auch Fälle, in denen einzelne Fische (A. xanthurus) die Attrappe wochenlang bewohnten und diese gleichzeitig angebotenen Versteckplätzen vorzogen.

Abb. 8 A. percula an der braunen Wachsattrappe

In einem großen Kunststoffbekken (2oo x 9o x 4o cm) erhielten 1o A. percula sechs gleichgroße Wachsattrappen in verschiedenen Farben, daneben lag jeweils ein umgekipptes Becherglas, das eine Höhle darstellen sollte und mit Wachs von der gleichen Farbe überzogen war. Die Fische wurden einzeln eingesetzt und jeweils 2o Minuten lang beobachtet. Alle Fische suchten die Attrappen auf, nur einer von ihnen schwamm kurz in zwei der Höhlen ein. Die Attrappe hatte also unbestritten den Vorrang.

Da das Interesse der Fische an den Attrappen rasch abklang, wurde zwischen zwei Versuchen eine Pause von mindestens 8-1o Tagen eingeschaltet. In einigen Fällen genügten selbst mehrere Wochen nicht, um die Reaktionsbereitschaft gegenüber den Attrappen wieder herzustellen.
Das Verhalten gegenüber den Attrappen wurde wie folgt bewertet:

\+ die Fische schwimmen gerichtet darauf zu und picken wiederholt an den Tentakeln,

++ schwimmen unter die Randtentakel bzw. kurzer Kontakt mit den Tentakeln,

+++ zeigen das Schwanzschlagen oder beschäftigen sich längere Zeit intensiv mit der Attrappe.

(++++ in Einzelfällen bei extrem ausgeprägtem und andauernden Anemoneverhalten).

Frisch importierte Fische oder solche, die kurze Zeit vor dem Versuch von lebenden Anemonen genommen wurden, reagieren i.A. besonders gut auf die Attrappen, während lange isoliert gehaltene Fische die Attrappen meist unbeachtet ließen oder nur flüchtig aufsuchten.

III. Wie erkennt der Fisch die Anemone?

In einer Reihe von Ausschaltversuchen verschiedener Sinnesorgane ist die überragende Bedeutung des Gesichtssinnes beim Erkennen von Gefahren, beim Auffinden der Nahrung und der Anemone deutlich geworden. Fische, die durch Exstirpation der Augen geblendet wurden, verhielten sich genau wie bei der physiologischen Blendung. Sobald die regellos dicht über den Boden schwimmenden Tiere an Tentakel oder den Fuß einer Anemone stießen, schnappten sie wiederholt nach den Tentakeln, drängten sich dazwischen und zeigten das Schwanzschlageverhalten. Geblendete Fische verhalten sich also bei Berührung der Anemone wie normale, positiv thigmotaktisch gestimmte Tiere. Es kommt dabei häufig vor, daß der blinde Fisch die Anemone nur um Millimeter verfehlt und vorbeischwimmt oder dicht vor ihr zur Ruhe kommt, selbst dann, wenn er unmittelbar vorher erst aus der Anemone vertrieben worden ist. Das geblendete Tier muß also die Anemone berühren, um sie zu finden.

A. Der Gesichtssinn

1. Die Bedeutung des Ortes

Wenn eine mit Amphiprion vergesellschaftete Anemone im Becken herumwandert, folgen ihr die Fische an jeden Ort nach. Erfolgt der Ortswechsel aber nicht kontinuierlich, sondern durch Versetzen der Anemone sprunghaft, dann verbleiben die Fische zunächst einige Minuten erregt wippend an der gewohnten Stelle, ehe sie der Anemone über eine größere Distanz nachfolgen. Sie kehren aber zum Teil noch nach Stunden immer wieder suchend an den früheren Standort zurück. Das Suchen am gewohnten Ort ist noch ausgeprägter, wenn die Anemone ganz aus dem Becken entfernt wird. Als in einem zweiten Abteil des großen Beckens die gewohnte Umgebung mit den gleichen Steinen als Bezugspunkte, aber ohne Anemone nachgebildet wurde, suchten die drei

geprüften A. percula an der entsprechenden Stelle nach der Anemone.

Entsprechende Ergebnisse wurden auch durch das Verschieben der als Versteck dienenden Höhlen gewonnen. Wenn eine solche Höhle gegen eine andersfarbige, benachbarte ausgetauscht wird, folgen die Fische nach anfänglichem Zögern der gewohnten Höhle bis zu 5o cm weit, sie kehren aber meist allmählich an den gewohnten Ort zurück und nehmen die neue Höhle an.
Die Anemonenfische beziehen also die Umgebung bei der Orientierung zu ihrer Anemone mit ein.

2. Farbe

Nach GOHAR (1948) ist Amphiprion in der Lage, seine vertraute Anemone auch in fremder Umgebung, z.B. nach ihrem Fang im Aquarium, von anderen Anemonen zu unterscheiden: "Sie nehmen wieder ihre gewohnte Anemone an oder falls diese nicht vorhanden ist, eine ähnliche gefärbte".
Nachdem mit Hilfe der bekannten Dressurmethode von v.Frisch bei allen daraufhin geprüften Fischen (A. percula, A. xanthurus, A. ephippium) ein gutes Erkennungsvermögen für Farben nachgewiesen werden konnte - insbesondere gelang eine gute Unterscheidung von vier verschiedenen Rotstufen (Pelikan Buntpapier) - führte ich folgenden Versuch aus: Ein Teil der Versuchsfische, 4 A. percula, 2 A. polymnus, 1 A. xanthurus, erhielt eine normale, braune Stoichactis, der andere eine Stoichactis der gleichen Art, die durch Verlust ihrer Zooxanthellen weiß geworden war. Nach einigen Tagen kamen die Fische einzeln in ein Becken, in welchem sich eine gleichgroße weiße und, eine braune Wachsattrappe befanden. Alle Fische, die mit der braunen Anemone zusammengelebt hatten, suchten zunächst die braune Attrappe auf und beschäftigten sich vorwiegend mit ihr, während die Fische von der weißen Anemone sich hauptsächlich für die weiße Attrappe interessierten. Bietet man braungewöhnten Fischen neben einer braunen Attrappe eine weiße, natürliche Stoichactis an, so wird auch dann zunächst nur die braune Attrappe beachtet und die weiße Anemone wird erst nach Stunden angenommen. Aber auch dann noch wird die Attrappe immer wieder aufgesucht und geprüft. Nicht ebenso eindeutig war das Verhalten der an weiß gewöhnten Fische gegenüber der braunen Anemone und weißen Attrappe, da in diesem Fall die Anemone sehr viel größer war als die Attrappe; aber dennoch wurde auch hier die Attrappe mehrmals aufgesucht.

Ein weiterer Versuch wurde mit einem A. melanopus ausgeführt. Er bewohnte seit 8 Tagen ein mit grünem Wachs überzogenes Becherglas als Höhle in einem großen, optisch homogenen Kunststoffbecken. In einem abgetrennten, gleichgroßen Abteil des Beckens wurden dann dem Fisch 6 weitere, gleichartige Bechergläser in verschiedenen Farben vorgesetzt. Nach knapp einer Minute schwamm er direkt in das grüne Glas ein und behielt es den ganzen Tag als Versteck bei, während die anderen Gläser nicht beachtet wurden. Der Fisch wurde nun 7 Tage lang ohne Höhle isoliert gehalten, dann erhielt er wieder die sechs farbigen Gläser in anderer Anordnung vorgesetzt. Wiederum wählte er nach kurzem Zögern das grüne Glas als Wohnhöhle.
Der Versuch wurde einige Wochen später nach Gewöhnung an ein rotes Glas wiederholt, wobei jetzt stets die rote Höhle angenommen wurde. (Versuche über eine Erinnerungsfähigkeit von mehr als 7 Tagen liegen nicht vor).

Anemonenfische verschiedener Arten, welche längere Zeit isoliert lebten, wurden daraufhin untersucht, ob sie Attrappen, deren Farbe ihren normalen Partneranemonen ähnlich ist, häufiger aufsuchen. Die einzelnen Fische wurden mehrmals im Abstand von einigen Tagen oder Wochen geprüft. Es ergab sich dabei, daß von allen positiv reagierenden Fischen die Farben rot und braun den übrigen Farben deutlich vorgezogen wurden. (Tabelle 1).
Braune Attrappen, deren Tentakelspitzen entsprechend den natürlichen Stoichactis gelblich gefärbt waren, fanden bei 1o A. percula nicht mehr Beachtung als einfarbige, braune Wachsmodelle.

Aus den angeführten Versuchen geht die Bedeutung der Farbe der Anemone als Kennzeichen der gewöhnten Partneranemone für den Fisch, neben der vertrauten Umgebung, deutlich hervor.

3. Form und Größe

Entsprechend den echten Anemonen müssen auch die Attrappen eine von der Größe des Fisches abhängige Mindestgröße aufweisen. Neben einem größeren Durchmesser der Mundscheibe wirkt auch eine größere Länge der Tentakel auf die Anemonenfische attraktiver, wie aus Tabelle 2 hervorgeht. Diese beiden Faktoren stehen zueinander in Wechselwirkung, sodaß kürzere Tentakel durch eine größere Mundscheibe kompensiert werden können. Außerdem wirkt eine entsprechend den echten Anemonen aufgefaltete Mundscheibe der Attrappe attraktiver als eine ebene Mundscheibe (Tabellen 3 und 4).

Attrappen Fisch	Rot	Braun	Blau	Gelb	Weiß	Grün
A.xanthurus 8	+++	+++	+	+	+	–
	+	+	–	+++	–	–
	++	++++	–	–	+++	–
	+++	++	–	–	–	+
A.xanthurus 4	++	+++	+	–	–	–
	–	+	+	–	–	–
A. percula 1	+	+	–	–	–	–
	–	?	–	–	–	–
	+	++	–	–	–	–
A. percula 2	+	+	+	–	+	+
	+	+	+	–	–	–
	–	–	–	?	–	–
A. percula 3	++	+	–	–	–	–
	+	+	+	–	–	–
	+	+	+	–	–	–
A. percula 4	+++	+++	+	–	–	+
	++	–	++	–	+	+
	++	–	–	?	+	–
A. frenatus	+	++	+	+	+	–
	–	+	–	?	–	–
	–	+	–	–	–	–
A. melanopus	–	+	+	++	–	–
	–	+	–	–	–	–
	+	+	–	–	–	–
A.chrysogaster	+++	++	–	–	–	–
	+++	++	–	+	–	+
	+++	+++	–	–	–	–
	–	++	–	–	–	–
Premnas Biacul.	+	+	–	–	–	–
	+	–	–	–	–	–
2ó A.percula, Summe der +	25	17	1o	2	2	6
Summe:	67	64	24	1o	9	11

Tabelle 1.

Tentakel-Länge (mm):	45 - 55	22 - 27	15 - 2o	8 - 11	o
Fisch - Länge	I	II	III	IV	V
A. percula 43 mm	2+	–	–	–	–
A. percula 44 "	3+	2+	1+	–	–
A. percula 42 "	1o+	7+	4+	3+	1+
A. percula 42 "	1+	1+	–	–	–
A. bicinctus 22 "	6+	–	–	–	–
A. bicinctus 27 "	6+	3+	2+	1+	–
A. polymnus 34 "	8+	3+	3+	–	–
A. Polymnus 37 "	8+	2+	4+	1+	–
Summe:	44+	18+	14+	5+	1+

Tabelle 2.

Attrappen		Ø: 1oo mm	Ø: 145 mm	Ø: 55 mm
Fische		T: 45-55 "	T: 25-3o "	T: 5o-65 "
A.percula	42 mm	6+	8+	1+
A. "	42 "	2+	2+	1+
A. "	43 "	4+	7+	-
A. "	44 "	5+	4+	3+
A. bicinctus	22 "	2+	5+	5+
A. "	27 "	-	4+	3+
A. polymnus	34 "	8+	5+	3+
A. "	37 "	7+	6+	6+
Summe:		34+	41+	22+

Tabelle 3

Ø: Durchmesser der Attrappe
T: Tentakellänge

Attrappen		Ø: 1oo mm T: 25-27 "	Ø: 115 mm T: 15-25"
Fische		Scheibe eben	Sch. gefaltet
A. percula	42 mm	3+	2+
A. "	42 "	1+	4+
A. "	43 "	-	3+
A. bicinctus	22 "	2+	5+
A. "	27 "	3+	5+
A. polymnus	34 "	1+	1+
A. xanthurus	45 "	-	2+
Summe:		1o+	22+

Tabelle 4

Ø: Durchmesser der Attrappe
T: Tentakellänge

4. Bewegung

Da lebende Stoichactis sich zumindest zeitweise aktiv oder passiv leicht bewegen, war mit der Möglichkeit zu rechnen, daß der Faktor "Bewegung" eine Bedeutung als optischer Auslöser besitzt. Direkte Beobachtungen führten zu keinen klaren Ergebnissen, sodaß ein Versuch mit Wachsmodellen unternommen wurde: 12 Anemonenfische verschiedener Arten kamen einzeln in das Becken zu der Attrappe. Nach 2o Minuten Beobachtung ihrer Reaktion auf die unbewegte Attrappe wurden die Tentakel durch Fadenzug an der flexiblen "Mundscheibe" langsam bewegt. In drei Fällen näherte sich ein Fisch daraufhin der Attrappe, zwei davon pickten an den Tentakeln - sie zeigten also positives Verhalten (+). Diese drei Fische hatten zuvor noch nie Interesse an den starren Attrappen gezeigt. Sechs Fische hatten schon

die unbewegte Attrappe untersucht und ließen sich nicht mehr durch die Bewegung anlocken, ein Fisch kam auf die Bewegung hin nochmals zur Attrappe und zwei weitere Fische kümmerten sich weder um die bewegte, noch um die unbewegte Attrappe.
Auf 1o A. percula hatte die Bewegung der Attrappe ebenfalls keine Anziehungskraft mehr, nachdem sich die meisten schon vorher einige Minuten lang mit der unbewegten Attrappe beschäftigt hatten.
Der Faktor "Bewegung der Anemone" scheint demnach, wenn überhaupt, nur geringe Bedeutung zu haben.

B. Der Geruchssinn

Zwei A. percula und zwei A, xanthurus, welche operativ riechunfähig gemacht waren, verhielten sich gegenüber Anemonen wie normale Tiere. Nach Exstirpation der Augen reagierten sie genau wie blinde, riechfähige Fische; sie fanden und nahmen die Anemonen nach zufälligen Körperkontakten an.
Neben diesen Versuchen mit normalen, lebenden Anemonen wurde in 36 Experimenten die Reaktion von geblendeten, aber riechfähigen Fischen auf den Duft von abgetrennten, ganzen und zerstoßenen Tentakeln von Stoichactis, sowie reinen Anemonenschleim in schwachen und stärkeren Konzentrationen geprüft, aber in keinem Fall war eine positive Reaktion (Schwanzschlagen, Suchbewegungen, Schnappen oder dergleichen) festzustellen.
Die Anemonen werden also nicht geruchlich wahrgenommen.

C. Der Geschmackssinn und Tastsinn

Da bei der ersten Begegnung eines Anemonenfisches mit einer fremden Anemone die häufigen Berührungen der Tentakel mit den Lippen charakteristisch sind, ist eine geschmackliche Prüfung der Anemone naheliegend. Aber die ebenfalls mit Anemonen lebenden Dascyllus trimaculatus zeigen ein anderes Verhalten. Sie berühren unbekannte Anemonen zunächst nicht mit den Lippen, sondern mit der Schwanzflosse - auf welcher keine Geschmacksknospen stehen. Dabei verharren die Fische 2 - 3 cm entfernt kurze Zeit vor der Anemone, drehen sich rasch um und nähern rückwärts schwimmend die leicht gekrümmte Schwanzflosse der Anemone. Die histologische Untersuchung von Amphiprion ergab Geschmacksknospen ausschließlich im Maul und auf den Lippen und deren nächsten Nachbarschaft; sie fehlen am Körper und an den Flossen. Dagegen ist die Empfindlichkeit gegen Berührungsreize am ganzen Körper sehr groß. Ein geblendeter oder ruhig am Boden schlafender Fisch

reagiert sofort auf die leiseste Berührung, z.B. mit einem Wollfaden, durch Aufschrecken, Herumfahren und Schnappen in Richtung des Reizes. Die Anemone kann auch durch eine Berührung am Körper - nicht nur am Maul - wahrgenommen werden. Nach Berührung der Körperseiten von sechs geblendeten Anemonenfischen mit einem abgetrennten Tentakel, reagierten diese in 23 Versuchen 18 mal positiv, d.h. sie zeigten eine erhöhte Aktivität, Schnappen, Suchbewegungen und Schwanzschlagen, frei schwimmende Tiere wurden thigmotaktisch.

Wurden direkte Kontakte der Geschmacksknospen an den Lippen dadurch verhindert, daß den geblendeten Fischen eine Art Maulkorb aus dünner PVC-Folie in Form einer, vorn mit einem Loch versehenen, spitzen Tüte über Maul und Kopf gestülpt wurde, dann nahmen die Fische dennoch die Anemonen nach einer Berührung mit dem Körper an. Sie zeigten das Schwanzschlageverhalten und blieben dauernd in Anemonenkontakt.
Die Anemone wird also durch Berührungsreize am ganzen Körper wahrgenommen, ohne daß eine Reizung der Geschmacksknospen an den Lippen stattfinden muß.

Anemonenverhalten bei Kontakt mit anemonenfremden Gegenständen.

Die geringe Bedeutung des Geschmackssinnes gegenüber dem Tastsinn geht auch aus folgenden Versuchen hervor:
Sechs blinde Anemonenfische erhielten mehrmals locker im Wasser aufgespannte Leinen- und Schaumgummistücke, PVC- und Cellophan-Folien in reinem Zustand, nach kurzer Berührung mit einer Anemone, mit einer ± starken Schicht von Anemonenschleim, Hühnereiklar sowie synthetischem Mucin angeboten. Es ergab sich, daß in reinem Zustand nur die glatten, elastischen PVC- und Cellophan-Folien das Anemonenverhalten auslösten. Ein kurzer Kontakt der Unterlage mit einer Anemone war ohne Bedeutung, dagegen hatten dickere, schleimige Schichten positive Reaktionen zur Folge, wobei aber Hühnereiklar und Mucin denselben Effekt hatten wie natürlicher Anemonenschleim:

Substrat	rein	nach Kontakt mit Anemonen	Anemonen-schleim	Hühnerei-klar	Mucin
Leinen	6-, -	2-, -	4-, 8+	1-, 5+	-, 4+
Schaumgummi	6-, -	2-, -	3-, 6+	-, 5+	-, 6+
PVC-Folie	1-, 4+	./.	./.	./.	./.
Cellophan	2-, 7+	2-, 1+	./.	./.	./.

./. : Versuch wurde nicht durchgeführt

Versuche darüber, ob geblendete Anemonenfische ihre gewöhnten Partneranemonen von fremden, gleichartigen zu unterscheiden vermögen, ließen sich auf diese Weise nicht ausführen, da die stark

thigmotaktisch gestimmten Fische jede Anemone sofort annehmen, die sie zufällig auffinden.

Das Auffinden der Anemone geschieht somit rein optisch. Die Partneranemonen müssen eine von der Größe des Fisches abhängige Mindestgröße aufweisen. Unter sechs verschiedenen Farben wurden braune und rote Wachsattrappen bevorzugt aufgesucht. Geblendete Anemonenfische zeigen das Anemonenverhalten auch bei Berührung von anemonenähnlichen Oberflächen. Geruchliche oder geschmackliche Wahrnehmungen sind demnach bei der Ausbildung einer Partnerschaft nicht entscheidend.

IV. Das Verhalten der Anemonen

1. Das Verhalten bei Berührungen

Wenn die Tentakel einer Anemone berührt werden, können folgende Reaktionen auftreten: das Reizobjekt wird

1. festgehalten durch Entladung der Spirocysten, die berührten Tentakel kontrahieren sich und krümmen sich zentralwärts ein;
2. genesselt durch Entladung der Nematocysten, die Reaktion tritt vor allem bei starken Reizen auf, sie ist am lebenden Tier nicht direkt zu erkennen sondern nur bei mikroskopischer Untersuchung der genesselten Stellen oder spürbar an empfindlichen Hautpartien (Handgelenk);
3. weder festgehalten noch genesselt, die Tentakel kontrahieren sich aber und krümmen sich zur Mundöffnung, oder sie reagieren überhaupt nicht.

Das Festhalten und Nesseln erfolgen gleichzeitig oder unabhängig voneinander, so daß z.B. eine Anemone, die nichts festzuhalten scheint, dennoch stark nesseln kann. Beide Entladungsreaktionen sind bei stärkeren Berührungen intensiver, außerdem hängen sie von der Art des Reizobjektes ab. Es wurden vier Stufen der Nesselintensität unterschieden, je nachdem die Anemone 1. überhaupt nichts festhält, 2. nur Futterobjekte, 3. den Finger und 4. selbst einen reinen Glasstab festhält. Die Nesselbereitschaft kann sich im Verlauf von einigen Wochen oder Tagen in diesem Rahmen ändern, ohne daß immer ein äußerer Anlaß hierzu ersichtlich ist. Eine Verminderung der Nesselbereitschaft tritt aber meist auf bei größeren Temperaturabweichungen, O_2- Mangel oder nach starker Fütterung. Eine rhythmische Änderung der Nesselbereitschaft konnte im Verlauf eines Tages oder in einem größeren Zeitabschnitt nicht beobachtet werden.

2. Das Verhalten gegenüber Anemonenfischen

Die genannten Nesselreaktionen treten ebenso bei Berührungen der Anemonenfische auf. Nur wenn die Anemonen in guter Nesselbereitschaft sind und den Finger oder Glasstab gut festhalten, werden auch die Fische genesselt. Anemonen, die sich gegenüber dem Futter passiv verhalten, halten auch die Fische niemals fest. Das Festhaften der Tentakel am Fischkörper ist gut zu beobachten, die Fische reißen sich mit einem auffallenden Ruck gleich wieder los. Wenn der Fisch nur genesselt wird ohne Festhaften, führt er ebenfalls heftige Schreckreaktionen aus. Als sicheres Zeichen für eine erfolgte Nesselung können aber nur Schädigungen der Haut an Körper und Flossen gewertet werden, da ruckweises Wegschwimmen allein, wie bereits gezeigt wurde, als Bestandteil des Angewöhnungsverhaltens keine direkte Antwort auf die Nesselung sein muß. Zumeist werden auch die Anemonenfische gleichzeitig festgehalten und genesselt. Da die beiden Entladungserscheinungen aber nicht immer eindeutig zu unterscheiden sind, werden sie als"Nesselung"zusammengefaßt.

3. Das Verhalten verschiedener Anemonenarten gegenüber verschiedenen Amphiprionarten.

Werden die Anemonenfische bei der ersten Begegnung mit einer fremden Anemone genesselt, wie es DAVENPORT und NORRIS (1958) für A. percula und Stoichactis (?) spec. feststellten, oder werden sie von allen oder nur von bestimmten Anemonenarten sofort geduldet ?- Nach EIBL-EIBESFELDT(1960) werden z.B. A. xanthurus von Discosoma spec., Radianthus ritteri und Radianthus kuekenthali sowie A. percula und A. akallopisus von Radianthus ritteri stets sofort geduldet, A. percula und A. akallopisus aber von R. kuekenthali und Discosoma spec. genesselt.

In meinen Versuchen wurden die Versuchstiere erst nach mindestens vierwöchiger, meist aber mehrmonatiger Isolierung miteinander in Kontakt gebracht, um eine sich hierbei u.U. auswirkende Gewöhnung der Fische oder der Anemonen an bestimmte Partnerarten nach Möglichkeit auszuschließen.
Bei 205 Versuchen mit 21 Anemonen aus etwa vier Arten und 42 Fischen aus 8 Arten, erfolgte in 86 Fällen eine Nesselung, in 119 Versuchen erfolgte keine Nesselung. Die einzelnen Arten verhielten sich hierbei wie folgt:

	Anemone A (7)		B (8)		C (3)		D (2)	
	o.R.	N	o.R.	N	o.R.	N	o.R.	N
A.perc. (22)	41	-	31	-	1	4	-	5
A.xanth. (1o)	6	17	9	1	5	-	-	4
A.polymn. (6)	2	19	3	-	1	-	/	/
A.melanop.(2)	-	16	4	-	-	1	/	/
A.frenat. (7)	3	15	5	-	3	2	/	/
A.chrysog.(2)	/	/	1	1	/	/	/	/
A.ephipp. (1)	/	/	1	-	1	-	/	/
Premnas (2)	-	2	/	/	/	/	/	/

o.R.: ohne Nesselerscheinung
N : Nesselung
/ : nicht geprüft
In Klammern: Anzahl der Individuen

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß sich die einzelnen Anemonenarten gegenüber den Fischarten ganz unterschiedlich verhalten. Die Anemonen "B" dulden alle Amphiprionarten sofort, "A" und "C" dulden nur bestimmte Fischarten sofort und nesseln andere Arten. Für die Versuche mit "D" standen nicht genügend isoliert gehaltene Fische zur Verfügung; diese Anemonen nesselten aber alle Anemonenfische, auch die nicht aufgeführten Arten, die nach nur kurzer Isolierung geprüft worden waren.

Entsprechend den Anemonen "D" nesseln auch die geprüften Mittelmeeraktinien alle Anemonenfische bei den ersten Kontakten:

Anemonen	Fische	Nesselung	ohne Reaktion
Condylactis aurant.(1)	3	3	-
Aiptasia diaphana (3)	4	5	-
Actinia cari (3)	6	9	-
Actinia equina (1o)	15	3o	1
Anemonea sulcata (7)	11	15	-
Calliactis paras. (2)	1	2	-
26 Anemonen	19	64	1

Die Anemonenfische werden auch von "duldsamen" Anemonen genesselt, wenn ihre Schleimhaut verletzt ist. Da die Nesselung in diesen Fällen auf die verletzten Partien eng begrenzt bleibt, ist die Schutzwirkung zunächst in der Schleimhaut der Fische zu suchen.

4. Die Angewöhnung

Die Anemonenfische sind in der Lage, nach einer Angewöhnungszeit von einigen Stunden oder Tagen auch mit solchen Anemonen eine normale Partnerschaft einzugehen, von welchen sie bei den ersten Kontakten genesselt worden waren. GOHAR (1948), DAVENPORT u. NORRIS (1958) und KÖNIG (1960) machten entsprechende Beobachtungen. Bei den Mittelmeeranemonen ist eine Partnerschaft allerdings nur mit Actinia equina und Actinia cari gelungen.

Was geschieht nun bei der Angewöhnung der Fische an eine Anemone ?- DAVENPORT u. NORRIS (1958) vermuten eine Bildung, Sekretion oder Aktivierung eines "Schutzstoffes" in der Fischhaut. Sie hatten ihre Fische vor dem Versuch sechs Wochen lang isoliert gehalten und nehmen an, daß der "Schutzstoff" in dieser Zeit verschwunden sei.

Dieser Deutung stehen jedoch die folgenden eigenen Beobachtungen gegenüber:

1. Anemonenfische werden nach einer Isolierungszeit von vier Wochen bis über 12 Monaten nur von bestimmten Anemonenarten genesselt, von einigen anderen Arten aber sofort geduldet. (Tabelle Seite 26).
2. Anemonenfische, die sich an eine Anemone angewöhnt haben, werden von fremden, isoliert gehaltenen Anemonen der gleichen oder einer anderen Art dennoch genesselt (Tabelle 5).

In 50 Versuchen wurden 8 Fische, die an 9 Anemonen gewöhnt waren, von 14 anderen Anemonen = 43 (86%) mal genesselt, nur in 7 Fällen wurde ein an Actinia equina bezw. Actinia cari gewöhnter Fisch von drei Aktinien der gleichen Art und einer artfremden nicht genesselt.

Aus diesen beiden Versuchsreihen ist zu folgern, daß die Schutzwirkung während einer längeren Isolierung der Fische von Anemonen nicht verloren geht und daß die Angewöhnung nicht in der Produktion oder Aktivierung eines Schutzstoffes bestehen kann.

Immerhin muß aber festgehalten werden, daß ein an Anemonen gewöhnter Fisch von anderen Anemonen weniger stark und anhaltend genesselt wird als ein isolierter Artgenosse. Derartige Unterschiede lassen auch Anemonen erkennen, welche die betreffende Fischart von Anfang an nicht nesseln. Der isoliert gehaltene Fisch löst hier zwar keine Nesselung aus, in vielen Fällen aber eine Fangreaktion, wobei sich die berührten Tentakel kontrahieren und einkrümmen und den Fisch für kurze Zeit lose umschließen. Gegenüber Fischen die bis zum Versuch Anemonenkontakt hatten, ist diese Fangreaktion nur angedeutet

Fisch	gewöhnt an	zu Anemone	Zahl der Vers.	Reaktion
A.frenatus	C_2	C_1	1	1 x N
A.xanth. 9	A_4	A_8	2	2 x N
" 9	A_4	A_7	2	2 x N
A.melanop.	A_9	A_{10}	1	1 x N
"	A_9	A_{12}	1	1 x N
"	A_9	A_7	1	1 x N
"	A_9	A_8	1	1 x N
A.xanth. 8	B_2	A_4	3	3 x N
" 8	B_2	A_7	1	1 x N
" 8	B_2	A_8	1	1 x N
A.melanop.	B_2	A_4	5	5 x N
"	B_2	A_7	4	4 x N
"	B_2	A_8	4	4 x N
A.xanth. 8	B_2	equina I	1	1 x N
A.percula	B	"	1	1 x N
A.xanth. 14	B_{14}	"	1	1 x N
" 15	B_{14}	"	1	1 x N
" 15	B_{14}	2 sulcata	2	2 x N
" 15	B_{14}	cari I	1	1 x N
" 14	B_{14}	"	1	1 x N
A.polym. 13	B_{14}	"	1	1 x N
" 13	B_{14}	equina I	1	1 x N
A.xanth. 8	equina I	" II	2	2 x o.R.
" 8	" I	" III	2	2 x o.R.
" 8	" I	Condyl.	2	2 x N
" 8	" I	Aiptasia	1	1 x N
A.polym. 13	cari I	equina I	3	1 x o.R. 2 x N
" 13	" I	cari II	3	1 x N 2 x o.R.

Tabelle 5.

N : Nesselung
o.R.: ohne Nesselreaktion

oder nicht zu erkennen. Die Nessel- oder Fangreaktion ist aber nur dann vermindert, wenn der Fisch mit einer gleichartigen oder nahe verwandten Anemone Kontakt hatte, während z.B. an Stoichactis gewöhnte Fische von Actinia equina mit voller Intensität genesselt werden und umgekehrt.(Tabelle 5).

Diese Verhältnisse werden noch deutlicher, wenn anstatt der lebenden Fische Hautabstriche von ihnen auf kleinen, Ø = 6 mm, gestanzten,

reinen Filterpapierstückchen geprüft werden. Hierbei kann vorteilhaft als Maßstab für die Stärke der Nesselung die Zeit gemessen werden, in welcher ein derart präpariertes Papierblättchen im Vergleich zu reinen Kontrollstücken festgehalten wird.
Als Durchschnittswert von 12o Versuchen mit 9 Anemonen und 6 Fischen ergab sich für diesen Fall eine Festhaltedauer für reine Papierstückchen von 8,2 sec., während Abstriche von isolierten Fischen = 17,o sec. und von anemonengewöhnten Fischen = 1o,5 sec. lang festgehalten wurden.
Diese Ergebnisse und die bekannte Tatsache, daß sich artgleiche Anemonen nicht nesseln - im Gegensatz zu artfremden (HYMAN 194o) - legen die Frage nahe, ob sich die Anemonenfische mit gewissen Stoffen ihrer Partner beladen und auf diese Weise "anemonenähnlicher" werden.
Abstriche vom Mauerblatt auf Papierblättchen wurden von den Tentakeln artfremder Anemonen eine längere und von artgleichen Anemonen eine kürzere Zeit festgehalten.
Hierzu ein Protokollauszug:

Anemone	Papier neutral Mittelwert je 1o Versuche	Nach Kontakt mit Anemone	festgehalten (Sekunden)
equina I	6,4	equina I	1o,6
" I	14,o	" II	4,8
" I	8,6	" III	5,2
" II	12,2	" I	6,6
" II	1o,6	" II	5,8
sulcata 1	12,o	sulcata 4	o,1
" 2	18,2	" 4	o,2
" 3	19,o	" 4	o,o
Stoich. 11	o,2	Stoich. 12	1,2
" 12	o,o	" 11	o,6
equina I	6,4	cari III	18,6
" II	12,4	" III	11,2
" II	1o,6	" III	26,8
cari I	2,6	equina II	4,2
" II	16,4	" I	23,4
" III	1o,2	" I	35,4
Stoich. 9	o,4	Stoich. 11	5,6
" 9	o,2	" 12	11,o
" 11	o,o	" 14	2,o
" 11	o,5	" 9	3,9
" 12	o,o	" 9	4,2
" 12	o,o	" 14	2,2

Als Durchschnittswert der Festhaltedauer bei Abstrichen von artgleichen und artfremden Anemonen wurden folgende Werte ermittelt:

artgleiche Anemonen (11) = 2,5 sec., reines Papier = 1o,8 sec,
Anzahl der Versuche = 137
artfremde Anemonen (8) = 8,8 sec., reines Papier = 4,3 sec.
Anzahl der Versuche = 215.

Abstriche von artgleichen Anemonen wurden also weniger lange, Abstriche von artfremden Anemonen dagegen länger festgehalten als reine Papierblättchen.

In einem weiteren Versuch mit drei Anemonea sulcata wurden Abstriche eines isolierten A.xanthurus erst allein und dann nach zusätzlicher Berührung der Papierblättchen mit einer Anemonea sulcata geprüft, wobei die Nesselung stark herabgesetzt war:

Abstriche:	rein	A.xanth.	sulcata	xanthurus + sulcata
sulcata 1	12,o	3o,o	o,1	1,8
" 2	18,2	24,4	o,2	5,o
" 3	19,o	26,9	o,o	1,o

(Mittelwerte aus je 1o Versuchen)

In einem weiteren Versuch wurde eine Anemonea sulcata in 2o% $MgSO_4$-Lösung narkotisiert und ein A. xanthurus mit der anschließend 3-5 Minuten lang nesselunfähigen Anemone in Kontakt gebracht. Der Fisch wurde darauf mit weiteren normalen Anemonen dieser Art in Berührung gebracht, wobei eine erheblich verminderte Nesselung zu beobachten war.
Nach diesen Ergebnissen kann es als gesichert gelten, daß die Fische durch die Aufnahme von Stoffen aus dem Anemonenschleim eine gewisse Schutzwirkung erhalten, die aber allein nicht ausreicht, um einen vollständigen Schutz gegen die Nesselung zu gewähren.

5. Die Adaption der Anemone

Neben der nur beschränkt wirksamen "Parfümierung" gewinnen die Fische also bei der Angewöhnung an Anemonen keinen zusätzlichen Nesselschutz. Es liegt daher nunmehr auf der Hand, die Rolle der Anemone bei der Ausbildung einer Partnerschaft zu untersuchen.
Die ständig wiederholten Berührungen der Anemone durch die Fische bei der Angewöhnung lassen die Möglichkeit einer allmählichen Gewöhnung an die Berührungsreize wahrscheinlich werden. Tatsächlich gibt es auch in der Literatur Beispiele für eine verhältnismäßig rasche Adaption der Anemone an verschiedene Reize.
Die Tentakel von Anemonea sulcata schlagen häufig in der Brandung gegen die benachbarten Steine, ohne daß eine Nesselung erfolgt,

doch hält die Anemone einen solchen Stein ohne weiteres fest, wenn dieser stärker als gewohnt gegen die Anemone gedrückt wird. Im Aquarium hielten nach meinen Feststellungen stark nesselnde Anemonea sulcata sowie Stoichactis und Actinia equina einen reinen Glasstab bei ständig in Abständen von ca. 3o sec. wiederholten Berührungen nach einer halben bis mehreren Stunden nicht mehr fest. (Der Stab wurde nach jedem Kontakt wieder gereinigt). Nach erfolgter Gewöhnung an den Glasstab konnte dieser beliebig zwischen den Tentakeln bewegt werden, ohne daß die Anemone noch darauf reagierte.Strich man aber dann mit dem Stab über Fischfleisch, so wurde er wieder bei jedem Kontakt von den Tentakeln festgehalten. Es liegt also in diesen Fällen keine Ermüdung oder Erschöpfung des Nesselkapselvorrats vor, sondern eine echte Gewöhnung.

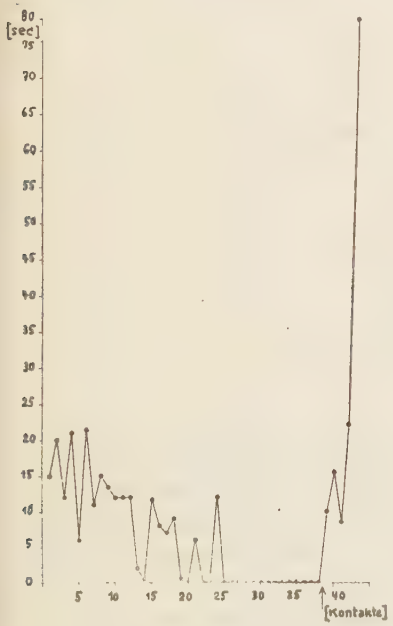


Abb. 9 Erklärung im Text

In Abb. 9 ist die Gewöhnung eines einzelnen Tentakels von Anemonea sulcata an die Berührungen mit einem Glasstab dargestellt. Die einzelnen Berührungen erfolgten im Abstand von je 3o sec. Pfeil: nach Berührung des Stabes mit Fischfleisch.
Schwächer nesselnde Stoichactis lassen sich sogar an Berührungen mit der Hand gewöhnen, auch diese wird danach bei stärkeren Berührungen wieder genauso festgehalten, wie gewöhnte Anemonenfische, die vorsichtig, aber kräftig zwischen die Tentakel hineingepreßt werden.

Gewöhnt sich die Anemone nun aber auch an die Anemonenfische? - Die Antwort auf diese Frage gibt am besten die Beobachtung ihres Verhaltens vor und nach ihrer Gewöhnung gegenüber weiteren, ungewöhnten Fischen. Hierzu die folgenden Protokolle:

Discosoma spec. (Anemone D)

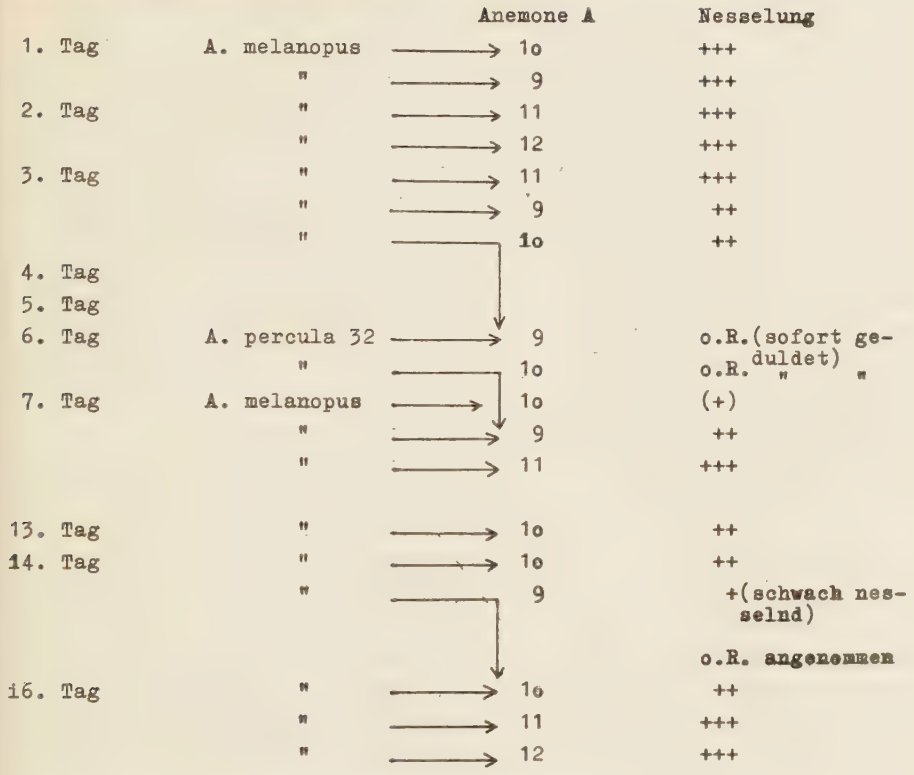
		Nesselung
1. Tag ←	A. percula 1	+++
←	" 2	+++
←	A. xanth. 7	+++
←	" 4	+++
2. Tag	A. percula 3	+++
	(Nach Angewöhnung)	o.R.
←	A. percula 4	o.R.
3. Tag ←	" 5	o.R.
4. Tag ←	A. polymn. 1	(+)
←	A. xanth. 4	o.R.
5. Tag		
	Anemone isoliert	
11. Tag ←	A. polymn. 1	+++
←	A. percula 3	++
12. Tag ←	A. polymn. 2	+++
←	" 1	++
←	A. percula 3	+ (tags, schwache Kontakte)
13. Tag	A. polymn. 4	+++
	(Nach Angewöhnung)	o.R.
19. Tag ←	A. polymn. 5	o.R.
←	A. xanth. 7	(+)
←	A. percula 3	o.R.
2o. Tag ←	A. percula 1	o.R.
←	A. percula 2	o.R.

Waagrechte Pfeile: kurzer Kontakt des Fisches.

Senkrechte Pfeile: Der Fisch verblieb während der angegebenen Zeit in der Anemone.

Aus diesem Versuch geht hervor, daß die einige Wochen lang ohne Fische gehaltene Anemone zunächst alle vier geprüften Fische stark nesselte; am 2. Tag hat ein weiterer A. percula (Nr. 3) die Möglichkeit sich anzugewöhnen. Nachdem dieser Fisch anfangs noch sehr stark genesselt wurde, gelang es ihm nach 4 - 5 Stunden, sich unbehelligt zwischen den Tentakeln zu bewegen. Von diesem Zeitpunkt an werden auch andere Anemonenfische, die zuvor genesselt worden waren, ohne weiteres geduldet, solange der erste, angewöhnte Fisch anwesend ist. Nach einer Isolierung von 6 Tagen nesselt die Anemone wieder alle Fische, selbst denjenigen, der zuvor während drei Tagen mit ihr in ständiger Gemeinschaft lebte. Am 13. Tag wurde die Gewöhnung an einen A. polymnus (Nr. 4) wiederholt - wiederum duldet die fischgewöhnte Anemone danach auch andere, isoliert gehaltene Anemonenfische sofort.

Angewöhnung eines A. melanopus



Ein Amphiprion melanopus wird von den Anemonen 9, 1o, 11 und 12 stark genesselt. Selbst nach zweitägigen Annäherungsversuchen an Anemone 1o wird er noch stark genesselt. Aber nachdem die Anemone kurze Zeit Kontakt mit einem A. percula hatte, der sofort geduldet wurde, wird auch der Versuchsfisch nur noch sehr schwach genesselt. Da der Fisch jetzt, wie auch nach der Gewöhnung an Anemone 9, von den übrigen, isolierten Anemonen nach wie vor genesselt wird, ist die Ursache für die verminderte Nesselung nicht beim Fisch, sondern bei der Anemone zu suchen.

Insgesamt duldeten acht Anemonen in 63 Versuchen nach ihrer Gewöhnung an einen Fisch auch andere, isolierte Anemonenfische, die vorher genesselt worden waren in 52 Fällen (82,5%) sofort, ohne daß sich diese selbst angewöhnen mußten.

An was gewöhnt sich nun aber die Anemone, an die Art der Bewegungen der Fische oder an eine besondere Beschaffenheit ihrer Oberfläche? -

Alle sechs durch Urethan-Narkose gelähmten oder durch Nackenschnitt getöteten Anemonenfische wurden in allen Fällen völlig den normalen Fischen entsprechend genesselt oder geduldet. Dagegen wurden alle bewegungslosen Süßwasserfische und ein Abudefduf spec. von den gewöhnten Anemonen gut genesselt. Auch die von EIBL-EIBESFELDT (1960) getöteten Anemonenfische wurden entsprechend den lebenden Fischen genesselt oder geduldet. Die Bewegungsweise der Fische und eine Gewöhnung daran kann also nicht der Grund für die Hemmung der Nesselung sein, wie dies GOHAR (1948) und HACKINGER (1959) vermuten.

Dagegen tritt die Bedeutung der Schleimhaut der Fische bei der Angewöhnung im folgenden Versuch deutlich hervor: es wurde geprüft, wie lange die Anemone "A" 9 Hautabstriche auf Filterpapier von 3 A. xanth, 1 A. polymn. und ein A. frenatus vor und nach ihrer Gewöhnung an einen weiteren A. xanth. festhielt.
Als Mittelwerte der Festhaltedauer wurden gefunden:

vor der Gewöhnung, 70 Versuche, Abstriche der Fische	=	7,7	Sek.
reines Papier	=	0,2	"
nach der Gewöhnung, 80 Versuche, Abstriche	=	2,1	"
reines Papier	=	0,5	"
gewöhnter A. xanth., 20 Versuche, Abstriche	=	1,1	"

Aus diesen Versuchen geht ebenfalls hervor, daß die Anemone nach ihrer Gewöhnung an einen Partner fremde Anemonenfische nicht auf Grund der gleichen Bewegungsweisen, sondern auf Grund der ähnlichen chemischen Beschaffenheit ihrer Schleimhaut erkennt und duldet.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß der Nesselschutz der Anemonenfische in der besonderen chemischen Beschaffenheit ihrer äußeren Schleimhaut liegt. Der Schutzfaktor ist auch nach längerer Trennung von Anemonen noch voll wirksam; er wirkt aber nur gegenüber bestimmten Anemonenarten sofort. Eine zusätzliche Schutzwirkung erhalten die in Partnerschaft lebenden Fische auch durch Stoffe, die von der Anemone auf sie übergehen. Auf Grund ihres Angewöhnungsverhaltens gelingt es den Fischen vielfach, eine normale Partnerschaft auch mit solchen Anemonen zu bilden, von welchen sie anfangs genesselt wurden.

Der physiologische Schwerpunkt bei der Angewöhnung liegt dabei ganz auf seiten der Anemone, die sich dabei verhält wie bei der Gewöhnung an einen reinen Glasstab. Die Anemone muß die Fähigkeit haben, bestimmte Reize, auf die kein Erfolg eintritt, zu ignorieren. Nach vollzogener Gewöhnung an einen Anemonenfisch werden auch völlig fremde, isoliert gehaltene Fische der gleichen oder anderer Arten an ihrer Schleimhaut erkannt und geduldet.

Erörterung der Ergebnisse

Die Verhaltensweisen der Anemonenfische scheinen zunächst sämtlich in direkter Beziehung zu ihrer symbiontischen Lebensweise zu stehen. Der Vergleich mit lange Zeit isoliert gehaltenen Anemonenfischen und anderen Fischarten aus dem gleichen Lebensraum spricht aber gegen diese Vermutung. So ist ausgeprägtes Revierverhalten unter den verschiedensten Fischen am Korallenriff sehr weit verbreitet. Auch die einzelnen Bewegungsweisen sind nicht auf die Anemonenfische beschränkt. Die schaukelnden Bewegungen von Amphiprion haben überdies unterschiedliche Deutungen erfahren: HERRE (1936) vermutet in Anlehnung an KENT (1893), daß damit Raubfische in den Bereich der Tentakel gelockt werden, DAVENPORT u. NORRIS (1958) erwähnen diese Verhaltensweise als Teil des Angewöhnungsverhaltens, EIBL-EIBESFELDT (1960) berichtet, daß ohne Anemonen gehaltene Fische noch auffälliger wippen, ABEL (1960 a) hat das Schaukeln im Gegensatz zu LUTHER (1958), COLLINGWOOD (1868), SLUITER (1888) und VERWEY (1930) im Freiland nicht beobachtet und hält es daher für eine, durch das Leben im Aquarium bedingte "Manegebewegung". Eine dem Wippen von Amphiprion sehr ähnliche Verhaltensweise, wobei der Fischkörper aber um mehr als seine eigene Höhe über einer Stelle auf und nieder fährt, zeigt - ebenfalls im Erregungszustand - Dascyllus trimaculatus. Es erscheint mir aber viel wahrscheinlicher, daß diese Bewegungsweise, die den Fisch in Verbindung mit seiner grellen Färbung erst richtig auffallend werden läßt, als Schauverhalten im Dienste der Reviervertеidigung steht.

Fast ebenso vieldeutig erscheint das "Schwanzschlagen", von DAVENPORT und NORRIS (1958) auch als"Baden" bezeichnet. Es ist mehrfach mit den "Symbioseleistungen" der Fische in Verbindung gebracht worden. Dabei sollen der Anemone Frischwasser zugeführt und Kot und unverdaute Reste weggewirbelt werden. ABEL (1960 a) bezweifelt wohl mit Recht die Notwendigkeit einer Frischwasserzufuhr durch den Fisch und sieht in dieser Verhaltensweise eine stimmulierende Massagewirkung auf die Anemone. Das Schwanzschlagen konnte ich selbst genauso bei einem Lippfisch, Thallasoma lunare, beobachten, der sich ebenfalls mit Hilfe von raschen Schwanzschlägen unter einem Korallenstock eine Sandmulde anlegte. Nach ABEL (1960 a) kommt diese Verhaltensweise auch bei dem Pomacentriden Pomacentrus annulatus vor, der unter leeren Schneckenschalen Höhlen bewohnt, die er ebenfalls mit solchen "Badebewegungen" baut und dauernd instand hält. Das "Schwanzschlagen" ist also auch bei Nicht-Anemonenfischen verbreitet, wo es der Errichtung von Höhlen bezw. Mulden im Sandgrund dient. Es ist anzunehmen, daß diese Verhaltensweise bei Amphiprion ebenfalls aus einem älteren

"Höhlenleben" herstammt und jetzt noch dazu dient, das Heim "Anemone" von Fremdkörpern rein zu halten.

Ich hatte die Möglichkeit, die von ABEL (1960 b) bei Banyuls (Frankreich) entdeckte Partnerschaft der Meergrundel Gobius Boucchichii mit Anemonea sulcata im Freiland zu beobachten. Hierbei war es augenscheinlich, daß dieser Grundfisch an den dort vorherrschenden ebenen Gneisplatten bei Gefahr keine Versteckmöglichkeit findet und an den schräg stehenden Platten abwärts in den oft von einer zweiten Platte gebildeten Winkel flieht. Diese oft meterlangen Gräben enthalten nur kleines, als Versteck ungeeignetes Geröll, dafür aber dichte Polster der Wachsrose Anemonea sulcata, unter deren Tentakel sich die Fische verstecken. An anderen, stärker zerklüfteten Orten ziehen diese Fische Spalten und Höhlen als Verstecke den Anemonen vor. Nach diesen Beobachtungen ist es denkbar, daß sich die Amphiprionsymbiose ebenfalls aus einem Mangel an Verstecken entwickelt hat. Eine derartige Vermutung wird durch die große Affinität isolierter und selbst symbiontisch lebender Anemonenfische zu Höhlen und Verstecken bestärkt.

Zweifellos ist auch das thigmotaktische Verhalten der Anemonenfische ein grundlegender Faktor für das Zusammenleben, aber auch darin unterscheiden sie sich von vielen Riffischen nur insofern, als symbiontisch lebende Anemonenfische häufiger und länger bei ihrer Anemone Kontakt suchen als höhlenbewohnende Dascyllus-, Pomacentrus- oder Abudefduf-Arten, die nur nachts und bei Gefahr thigmotaktisch werden.

Obwohl die besprochenen Verhaltensweisen nicht in direktem Zusammenhang mit der Partnerschaft stehen, sind auch sie, vor allem aber Reviertreue und Thigmotaxis, Grundvoraussetzungen für die Entstehung der symbiontischen Lebensweise.

Das Angewöhnungsverhalten ist demgegenüber allein auf die Anemonenfische beschränkt und wird nur von Anemonen bzw. Attrappen ausgelöst. Diese Verhaltensweise ist daher direkt auf die Partnerschaft hin ausgerichtet.

Schwierig ist auch die Beurteilung des Fütterungsverhaltens. Auch diese Verhaltensweise hat immer wieder als Symbiosebeitrag der Fische das besondere Interesse zahlreicher Beobachter gefunden. Obwohl VERWEY (1930) schon festgestellt hat, daß diese Verhaltensweise nicht bei allen Arten von Anemonenfischen vorkommt oder in gleichem Maße ausgeprägt ist, neigt er zu der Annahme, daß das Fütterungsverhalten primär auf die Partnerschaft hin ausgerichtet ist und sich

aus einem in-Sicherheit-bringen der Beute entwickelte. ABEL (196o a) weist jedoch darauf hin, daß in der Anemone keine Sicherheit für den Verzehr der Beute besteht, wenn diese noch von weiteren Anemonenfischen bewohnt ist und sich selbst an dem Mahl beteiligt. Auch ist es von keinem anderen Fisch bekannt, daß er Futter an einen Versteckplatz trägt. ABEL vertritt vielmehr die Ansicht, daß die Fische ihre Beute in den Tentakeln zu fixieren suchen, um kleinere, freßbare Stücke abreißen zu können. SLUITER (1888) gibt hiervon einen anschaulichen Bericht. Gegen diese Ansicht ist allerdings einzuwenden, daß es ebensowenig bei anderen Fischen beobachtet wurde, daß diese Futterstücke auf irgend eine Art fixieren, um davon fressen zu können. Zudem werden ja auch kleine Futterstücke, z.B. Tubifex, gefüttert, sowie nicht freßbare, treibende Algenfetzen und Papierstückchen, SCHNEITER (1955) vermutet sogar in der Fütterung der Anemone die Voraussetzung für das Zusammenleben, da satte Anemonen nichts mehr festhalten und somit auch die Anemonenfische nicht gefährden.
Sollte eine derartige Annahme zutreffen, wäre es zu erwarten, daß das Fütterungsverhalten vor dem Angewöhnungsverhalten abläuft und dieses überflüssig werden läßt. Tatsächlich wird aber erst nach völliger Angewöhnung gefüttert, während dieses Vorganges nehmen die Fische kein Futter an. Außerdem wurde niemals beobachtet, daß eine Anemone, die nicht angenommen werden konnte,(z.B. Anemonea sulcata) gefüttert wurde.
Wenn wir auch feststellen, daß das Fütterungsverhalten nicht die Grundlage für die Symbiose bilden kann, da ja nur wenige Amphiprionarten füttern, so sind heute doch noch keine Beispiele dafür bekannt, daß irgendein Nichtanemonenfisch Futter zu seinem Versteck trägt oder versucht, solches in Höhlen und dergl. zu stopfen, wie man es bei isoliert gehaltenen "fütternden" Amphiprionarten regelmäßig beobachten kann. Das Eintragen von Futter in die Verstecke kann daher als Ersatzhandlung für das Füttern der Anemone angesehen werden. Dem Fütterungsverhalten ist dann allerdings der Charakter einer echten Symbioseleistung nicht abzusprechen.

Das Erkennen und Auffinden der Anemonen erfolgt optisch und taktil. Eine Orientierung nach Duft- oder Geschmacksstoffen der Anemone wurde nicht festgestellt. Dementsprechend nahmen die Fische optische Attrappen aus Wachs und blinde Tiere taktile Attrappen aus Cellophan- oder PVC-Folie, Algenbüschel und Schleimschichten vorübergehend an. Wie aber erkennen die Fische ihre besondere Anemonenart, mit der sie normalerweise zusammenleben, und welches sind die Gründe für eine solche Spezifität der Partnerschaft ?- VERWEY (193o) macht ökologische Gegebenheiten geltend, da die artliche Zusammensetzung der

Partnerschaften in verschiedenen Gegenden sowie im Aquarium wechselt. EIBL-EIBESFELDT (1960) nimmt physiologische Gründe an, wie weiter unten gezeigt wird. Leider sind gerade die ökologischen Voraussetzungen für die Partnerwahl heute noch sehr wenig bekannt; nach VERWEY (1930) und GOHAR (1948) und den eigenen Aquarienversuchen ist aber offenbar das gleichzeitige Vorkommen von Fisch- und Anemonenart im gleichen Biotop ausschlaggebend. Die Versuche mit Wachsattrappen zeigten keine besondere Vorliebe einzelner Fischarten gegenüber bestimmten Farben der Attrappen. Allgemein wurden die Farben rot und braun spontan bevorzugt, was nicht darauf schließen läßt, daß einzelne Fischarten nur auf bestimmte, mögliche Anemonenfarben wie z.B. weiß, gelb oder blau eingestellt sind. Es konnte zwar gezeigt werden, daß der Fisch seine eigene, gewöhnte Anemone an deren Farbe erkennt, doch liegt hier sicherlich keine dauernde Prägung vor, da er schon nach kurzer Zeit von einer braunen auf eine weiße Anemone umgewöhnt werden kann. Bei den Versuchen mit Wachsattrappen und natürlichen Anemonen hat es sich gezeigt, daß die Fische alle Anemonen von einer bestimmten Größe an aufsuchen und annehmen; nur bei wiederholter, sehr starker Nesselung erlischt das Interesse an dieser Anemone allmählich.

Es konnte nachgewiesen werden, daß einzelne Fischarten von bestimmten Anemonearten niemals genesselt wurden - auch nicht nach langer Isolierung der Fische oder der Anemonen. EIBL-EIBESFELDT (1960) fand, daß A. percula und A. akallopisus auch von solchen Anemonen genesselt wurden, die im Untersuchungsgebiet nur von A. xanthurus bewohnt waren. Da A. xanthurus hingegen auch von der Anemonenart der A. percula und A. akallopisus geduldet wurde, vermutet EIBL, daß A. xanthurus einen generell wirksameren Nesselschutz besitzt.
Unter meinen Anemonen fanden sich ebenfalls Arten, die A. xanthurus duldeten und A. percula nesselten, andere duldeten dagegen A. percula und nesselten A. xanthurus. Demzufolge kann der Schutzstoff von A. xanthurus nicht lediglich stärker wirksam sein, sondern es muß eine spezifische Schutzwirkung gegenüber bestimmten Anemonenarten ausgebildet sein.
Der Träger des Schutzfaktors gegen die Nesselung ist nach DAVENPORT u. NORRIS (1958), EIBL-EIBESFELDT (1960) und den eigenen Ergebnissen zweifellos das Integument der Anemonenfische. Es muß einen besonderen, chemisch noch unbekannten Schutzstoff enthalten.
Die gegenteilige Annahme, daß das Ausbleiben der Nesselung durch das Fehlen besonderer Stoffe, die bei anderen Fischen eine Nesselung auslösen, bedingt sei, ist unwahrscheinlich, da ja die Nesselung

auch von rein mechanischen Reizen (Glasstab) und nicht freßbaren Objekten (Papier) ausgelöst werden kann.
DAVENPORT u. NORRIS (1958) vertreten die Ansicht, daß der Schutzstoff der Fische während einer viermonatigen Isolierung verloren geht und bei der Angewöhnung erst wieder nach leichter Nesselung neu gebildet wird. Diese Aussage steht im Widerspruch zu meinen eigenen Befunden, in welchen die Fische oder ihre Hautabstriche selbst nach über 12-monatiger Dauer der Isolierung von bestimmten Anemonenarten nicht genesselt worden waren. Die Autoren hielten ihre Anemone vor den Versuchen mit den isolierten Fischen mit zwei A, percula zusammen, geben aber leider keine Auskunft darüber, wie lange die Anemone vor dem Versuch isoliert war. Nach den eigenen Erfahrungen genügt es, wenn die fragliche Anemone nur wenige Tage isoliert war, um wieder alle Fische zu nesseln. Die Autoren geben die Dauer des Angewöhnungsverhaltens der einzelnen Fische mit weniger als eine Minute bis über drei Stunden an, wobei einzelne Fische überhaupt nicht festgehalten worden sind. Diese unterschiedlichen Ergebnisse lassen sich nur so deuten, daß sich die Anemone nach einer kurzen Isolierung rasch wieder an die Fische gewöhnte und nicht mehr nesselte. In eigenen Versuchen wurden die Fische von isoliert gehaltenen Anemonen der gleichen Art eine viel längere Zeit genesselt; auch GOHAR (1948) spricht von einem bis mehreren Tagen, ehe eine Partnerschaft mit dieser Anemone ausgebildet ist. Auch wenn über das Vorleben der Fische nichts bekannt war, dürften die stark differierenden Angewöhnungszeiten in den Versuchen von DAVENPORT u. NORRIS nicht zu dem Schluß auf eine Sekretion, Aktivierung oder Bildung von Schutzstoff berechtigen.

Die Wirkungsweise des Schutzstoffes ist indessen schwer vorstellbar, besonders wegen unseren geringen Kenntnissen über die Leistungen des Nervensystems der Coelenteraten, ihrer Sinnesorgane und vor allem über den Auslösemechanismus der Nesselung und seine Kontrolle. Es ist zwar verschiedentlich gelungen, mit Magnesium-Ionen (PARKER und VAN ALSTYNE 1932, PANTIN 1942) und mir selbst auch mit Curarepräparaten - die einen neuromotorischen Block erzeugen können, die Nesselung ganzer Anemonen (Actinia equina, Anemonea sulcata) oder abgetrennter Tentakel zu unterdrücken. Es gelang mir ferner, die Explosionsbereitschaft der Nesselkapseln durch Zugabe von Acetylcholin zu erhöhen und durch Suprarenin zu hemmen. Obwohl die Zahl der Versuche noch zu gering ist, um auf eine humorale Steuerung oder Kontrolle der Nesselentladung zu schließen, würde eine derartige Annahme doch die Erklärung der Wirkungsweise des Schutzstoffes im

Sinne eines direkten Eingreifens in den Ablauf der Kapselentladung erleichtern. Es muß außerdem noch festgehalten werden, daß der Schutzstoff nur augenblicklich und lokal wirksam wird. Eine mit Fischen vergesellschaftete Anemone zeigt gegenüber Nichtanemonenfischen, Futter oder mechanischen Reizen keine Veränderung ihrer Nesselbereitschaft.

Die gleichen Schwierigkeiten wie bei der Erklärung der Wirkungsweise des Schutzstoffes treten auch auf, bei dem Versuch einer Erklärung des Vorganges der Gewöhnung. Es ist zu erwarten, daß bei diesem Vorgang an dem einen oder dem anderen der Partner Veränderungen geschehen, die in wachsendem Maße die Nesselung mehr und mehr verhindern. Nach den angeführten Versuchen darf es als gesichert gelten, daß diese Veränderungen nicht an den Fischen, sondern an den Anemonen erfolgen, denn gewöhnte Fische unterscheiden sich von ungewöhnten nur in geringem Maße an den von ihrer Haut aufgenommenen Stoffen aus dem Anemonenschleim, während die Anemonen nach ihrer Gewöhnung an einen Fisch auch andere, isoliert gehaltene Anemonenfische, sofort dulden.

Zweifellos scheidet eine Ermüdung oder Erschöpfung der Anemone als Ursache für die allmähliche Duldung aus, worauf schon weiter oben hingewiesen wurde. Ebenso ist eine direkte Beeinflussung der Nesselkapseln durch den Schutzstoff unwahrscheinlich, da sich dieser während der Angewöhnung ja nicht verändert. Nach DAVENPORT (1962 b) scheidet auch eine direkte Beeinflussung der neuromuskulären Reaktionen durch Extrakte der Fischhaut aus, da diese weder eine spontane Reaktion bei abgetrennten Tentakeln von Radianthus, noch eine Veränderung des Schwellenwertes, der Ermüdung usw. auf die Kontraktion des Tentakels bei elektrischer Reizung verursachen.

Es sind also bisher keine Tatsachen bekannt, die gegen einen Lernvorgang bei der Gewöhnung an die Fische sprechen, wenn auch Beispiele dafür in der Literatur selten sind und das primitive Nervensystem der Coelenteraten an einer derartigen Fähigkeit zweifeln läßt. Sicherlich gewöhnt sich eine Anemone an die wiederholten Berührungen mit einem Glasstab genauso wie an die gleichförmigen Berührungen benachbarter Steine in der Brandung, denn Glasstab wie Steine werden von Anemonea sulcata sofort festgehalten, wenn sie damit plötzlich stärker als gewöhnt berührt wird. Ein besonders interessantes Beispiel der Lernfähigkeit ist das von HEMPELMANN (1926) nach KAFKA zitierte Experiment: "Wenn den Aktinien abwechselnd Fleisch und mit Fleischsaft durchtränktes Papier dargeboten wird, so verkürzt sich allmählich die Reaktionszeit für die Annahme des Fleisches auf ein Minimum, während sich das Tier die Annahme des Papieres immer länger

"überlegt", bis es sich endlich nicht mehr täuschen läßt und auf die Berührungen mit dem getränkten Papier sofort mit der Auswurfreaktion antwortet... Nach dieser schlechten Erfahrung mit dem unverdaulichen Papier sollen die Aktinien auch nach einer Pause von 2-5 Tagen kein solches mehr annehmen".

Nach der hier vertretenen Ansicht, daß die Angewöhnung der Fische in Wirklichkeit eine Adaption der Anemone an die Fische darstellt, mag ein besonderer Schutzstoff für die Anemonenfische vielleicht entbehrlich erscheinen, wenn nicht die Tatsache, daß lange isoliert gehaltene Anemonenfische von gewissen, ebenfalls isolierten Anemonen sofort geduldet werden und daß an Salzwasser gewöhnte Guppys (Lebistes) trotz vielfacher künstlicher Berührungen der Tentakel immer festgehalten werden, auf einen solchen hinweisen würde.. Offenbar gelingt es den Anemonenfischen erst im Verein mit ihrem Schutzstoff mit Hilfe des Angewöhnungsverhaltens bestimmte, anfangs nesselnde Anemonenarten allmählich an sich zu gewöhnen.

Nach den vorliegenden Ergebnissen werden weitere Untersuchungen über die chemische Beschaffenheit der Haut von Anemonenfischen und die Physiologie der Nesselentladung von Anemonen besonders wünschenswert und es bleibt abzuwarten, wie sich die vorliegenden Ergebnisse in die künftigen Erkenntnisse einfügen werden.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Das Verhalten isolierter und in Symbiose lebender Anemonenfische wird beschrieben und mit anderen Riffischen verglichen.
   Es wird gefolgert, daß sich die Partnerschaft mit Anemonen aus der Affinität zu Höhlen entwickelt hat.

2. Die Anemonenfische erkennen den Partner auf optischem oder taktilem Wege, Duft- oder Geschmacksstoffe der Anemonen sind nicht beteiligt, da geblendete, riechunfähige Fische die Anemonen auch nach zufälligen Kontakten mit dem Körper auffinden. Beim Erkennen der eigenen Anemone ist deren Farbe neben der gewohnten Umgebung maßgebend.
   Mit Hilfe von Wachsattrappen wurde die Bedeutung von Farbe, Form, Größe, Tentakellänge und Bewegung als optische Auslöser untersucht.

3. Nach ihrer Reaktion gegenüber isoliert gehaltenen Anemonenfischen wurden die untersuchten Anemonenarten in vier Gruppen eingeteilt:

1. Anemonen die alle Amphiprionarten anfangs nesseln (D);
2. " " " " sofort dulden (B);
3. " " A. percula sofort dulden, andere Arten nesseln (A);
4. " " A. xanthurus " " " " (C);

4. Die Fische werden von den entsprechenden Anemonenarten auch nach einjähriger Isolierung nicht genesselt, ihre Schutzwirkung bleibt also auch ohne ständigen Anemonenkontakt bestehen.

5. Bei den engen Berührungen nehmen die Anemonenfische chemische Stoffe von ihren Partnern auf. Diese "Parfümierung" wirkt als zusätzliche, wenn auch nicht voll ausreichende Schutzwirkung.

6. Die Anemonenfische sind in der Lage, aufgrund ihres Angewöhnungsverhaltens fremde, sie nesselnde Anemonen so an sich zu gewöhnen, daß eine normale Partnerschaft entsteht. Das Angewöhnungsverhalten erfolgt unabhängig davon, ob die fremde Anemone anfangs nesselt oder nicht.
   Solcherart an einen Amphiprion gewöhnte Anemonen dulden sodann auch andere, isoliert gehaltene Anemonenfische sofort, ohne daß sich diese selbst angewöhnen müssen.

7. Die Anemonen gewöhnen sich neben dem mechanischen Berührungsreiz an die Schleimhaut der Anemonenfische. In welchem Umfang hierbei besondere chemische Eigenschaften der Fischhaut maßgebend sind und welches die physiologischen Voraussetzungen der Adaption der Anemone sind, bleibt unbekannt.

Literaturverzeichnis

ABEL E. F. 196o a. - Zur Kenntnis des Verhaltens und der Ökologie von Fischen an Korallenriffen bei Ghardaqa. Z. Morph. Ökol. Tiere 49 pp. 43o-5o3.

ABEL E. F. 196o b. - Liaison facultative d'un poisson (Gobius Bucchichii Steindachner) et d'une anemone (Anemonea sulcata Penn.) en Mediterrannée. Vie et Milieu, 11 pp. 517-531.

BLÖSCH M. 1961. - Was ist die Grundlage der Korallenfischsymbiose: Schutzstoff oder Schutzverhalten ?- Naturwiss. 9 p 387.

CASPERS H. 1939. - Histologische Untersuch. über die Symbiose zwischen Aktinien und Korallenfischen. Zool. Anz. 126, pp 245-253

DAVENPORT D. and NORRIS K. 1958. - Observations on the Symbiosis of the Sea-Anemone Stoichactis and the Pomacentrid Fish Amphiprion percula. Biol. Bull. 115 pp.397- 41o.

DAVENPORT D. 1962 a. - The Responses of Tentacles of Actinians to Electrical Stimulations. Bull. Oceanograph. Monaco Nr.1236

DAVENPORT D. 1962 b. - Physiological Notes on Actinians and their associated Commensals. Bull. Inst.Oceanograph. Monaco Nr. 1237.

EIBL-EIBESFELDT I. 196o. - Beobachtungen und Versuche an Anemonenfischen Amphiprion der Malediven und der Nicobaren. Z. f. Tierpsych. 17 pp 1-1o.

GARNAUD I. 1951. - Nouvelles données sur l'Ethologie d'un Pomacentridé: Amphiprion percula Lacepede. Bull. Inst. Oceanograph. Monaco Nr. 998.

GOHAR H.A.F. 1948. - Commensalism Between Fish and Anemone. Publ. Marine Biol. Station Ghardaqa Nr. 6.

GUDGER E.W. 1946. - Pomacentrid Fishes Symbiotic with Giant Sea Anemones in Indo-Pacific Waters. J. Royal Asiatic Soc. of Bengal Science 12.

HACKINGER A. 1959. - Freilandbeobachtungen an Aktinien und Korallenfischen. Mitt. Biol. Station Wilhelminenberg Nr. 2.

HEMPELMANN 1926. - Tierpsychologie. Leipzig.

HERRE A. W.C.T. 1936. - Some habits of Amphiprion in relation to sea anemones. Copeia 3 pp. 167-168.

HYMAN L.H. 194o. - The Invertebrates Vol I. New York & London.

KENT W.S. 1893. - The great Barrier Reef of Australia, its Products and Potentialities. London pp. 143-146.

KÖNIG O. 196o. - Verhaltensuntersuchungen an Anemonenfischen. Die Pyramide Nr. 2.

LUTHER W. 1958. - Symbiose von Fischen mit Korallentieren und Krebsen im Roten Meer. Natur und Volk 88 pp. 141-146.

PANTIN C.F.A. 1942. - The Excitation of Nematocysts. J. Exp. Biol. 19 pp. 294-31o.

PARKER and VAN ALSTYNE 1932. - The control on Discharge of Nematocysts expecially in Metridium and Physalia. J. Exp. Zool.63 pp. 329-344.

SCHNEITER 1955. - Zu den Bildern in "Du" Nr.9.

SCHULTZ L.P. 1956. - Review of the Amphiprion . Proc. U.S.Nat. Mus. 1o3.

SEITZ C. 1926. - Lebensgemeinschaft zwischen Korallenfischen und Seerosen. Blätter f. Aquarienkunde 27 pp. 413-414.

SLUITER C.PH. 1888. - Ein merkwürdiger Fall von Mutualismus. Zool. Anz. 11 pp. 24o-243.

VERWEY I. 193o. - The Symbiosis between damselfishes an sea anemones in Batavia Bay. Treubia 12 pp. 3o5 - 366.

YOUNGE C.M. 193o. - A Year on the Great Barrier Reef. London.

L e b e n s l a u f

Ich, Manfred Blösch, wurde am 1o. August 1934 in Schwenningen am Neckar (Kreis Rottweil) als Sohn des Reg.Oberamtmannes Wilhelm Blösch und seiner Ehefrau Franziska geb. Schleicher geboren. Bis zu meinem vierten Lebensjahr wohnten meine Eltern in Stockach. Am 1.11.1937 übersiedelten wir infolge Versetzung meines Vaters nach Konstanz, wo ich nach vierjährigem Volksschulbesuch im Herbst 1945 in die damalige Zeppelin-Oberrealschule (jetzt Alexander v. Humboldt-Gymnasium) eintrat, welche ich nach bestandenem Abitur an Ostern 1954 verließ.

Eine frühe Neigung veranlaßte mich zum Studium der Biologie, womit ich im gleichen Jahr an der Universität Freiburg begann. Im dritten und vierten Semester studierte ich an der Universität Tübingen und kehrte danach wieder nach Freiburg zurück. Im Wintersemester 1958/59 begann ich unter der Leitung von Herrn Prof. Möhres in Tübingen mit meiner Dissertation.

Meine akademischen Lehrer waren in Freiburg die Professoren Köhler, Birukow, Lüdtke, Oehlkers, Brauer und Lüttringhaus; in Tübingen die Professoren Möhres, Peters, Krause, Bünning, Mägdefrau und Hellmann.

Tübingen, den 23. November 1962

Druck: Gerd Wasmund, Köln, Dasselstraße 24, Telefon 23 02 22